



Propriétés radiatives des couronnes de Noyers (*Juglans nigra* x *J. regia*) et croissance des pousses annuelles - Influence de la géométrie du feuillage, de la position des pousses et de leur climat radiatif

Claude-Eric Parveaud

► To cite this version:

Claude-Eric Parveaud. Propriétés radiatives des couronnes de Noyers (*Juglans nigra* x *J. regia*) et croissance des pousses annuelles - Influence de la géométrie du feuillage, de la position des pousses et de leur climat radiatif. Ecologie, Environnement. Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, 2006. Français. NNT: . tel-00087909

HAL Id: tel-00087909

<https://theses.hal.science/tel-00087909>

Submitted on 27 Jul 2006

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ MONTPELLIER II

Spécialité : Biologie de organismes

Formation doctorale : Biologie de l'évolution et écologie

Ecole Doctorale : Biologie des Systèmes Intégrés, agronomie - Environnement

présentée et soutenue publiquement par

Claude-Eric PARVEAUD

le 14 mars 2006

Propriétés radiatives des couronnes de Noyers (*Juglans nigra* × *J. regia*) et croissance des pousses annuelles -
Influence de la géométrie du feuillage, de la position des
pousses et de leur climat radiatif

Jury

Christian JAY-ALLEMAND, Professeur, Université Montpellier II
Daniel AUCLAIR, Directeur de recherche, Inra Montpellier
Bruno ANDRIEU, Directeur de recherche, Inra Versailles Grignon
Francis COLIN, Chargé de recherche, Inra Nancy
Evelyne COSTES, Chargée de recherche, Inra Montpellier
Eric DUFRENE, Chargé de recherche, Cnrs Orsay

Président
Directeur de thèse
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur

Avant-propos

Cette thèse a été réalisée à l'Unité Mixte de Recherche AMAP¹ et a été co-financée par le département EFPA² de l'Inra et la Région Languedoc-Roussillon durant trois années.

Cette thèse a été initiée dans le cadre du projet européen SAFE (Silvoarable Agroforestry For Europe, coordinateur : Christian Dupraz) qui vise à proposer des bases scientifiques pour l'agrisylviculture en régions tempérées. Ce projet s'est concrétisé par le développement du modèle Hi-sAFé destiné à rendre compte des interactions biophysiques entre la strate arborée et les cultures intercalaires. Le travail de terrain de cette thèse a été réalisé sur une des parcelles expérimentales du projet SAFE, dans le domaine départemental de Restinclières (Hérault, France). Je remercie Christian Dupraz et son équipe de nous avoir permis de réaliser nos expérimentations au sein de ces parcelles dont ils ont par ailleurs assuré la gestion et l'entretien.

¹ botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes

² Ecologie des Forêts, Prairies et milieux Aquatiques

Remerciements

Je remercie tout d'abord Daniel Auclair, Jean Dauzat et Sylvie Sabatier pour leur participation à l'élaboration de mon travail de thèse et son suivi au cours de ces trois années et quatre mois ! Cette thèse a été réalisée à l'UMR AMAP et je tiens à remercier Daniel Barthélémy de m'avoir accueilli dans le laboratoire.

Je souhaite également remercier les membres du comité de thèse : Benoît Courbaud, Christian Dupraz, Evelyne Costes et Hervé Sinoquet. Leurs conseils lors des réunions annuels m'ont été très utiles pour préciser progressivement le sujet de ma thèse. A plusieurs reprises, je les ai sollicité pour la préparation de protocoles expérimentaux et pour la rédaction d'un article. J'ai ainsi bénéficié de leurs expériences.

J'adresse mes sincères remerciements à l'ensemble des membres du jury qui ont accepté de juger ce travail : Bruno Andrieu et Francis Colin en tant que rapporteur, Evelyne Costes et Eric Dufrêne en tant qu'examineur et Christian Jay-Allemand en tant que président du jury.

L'évolution de mon sujet de thèse au cours de ces trois années m'a amené à travailler à une échelle plus fine qu'à celle initialement prévue : depuis la parcelle agroforestière jusqu'à celle des pousses annuelles. André Lacointe (Inra Clermont-Ferrand) s'est alors révélé être d'une aide très précieuse : je le remercie fortement pour le temps qu'il m'a spontanément accordé à plusieurs reprises, pour discuter de mes résultats et partager ainsi son expérience sur le fonctionnement et la physiologie du Noyer.

Parmi les surprises que réserve une thèse, j'ai également été admiratif du temps de Jérôme Chopard (thésard également) m'a consacré pour réaliser des modules informatiques afin de faciliter l'automatisation des calculs radiatifs sur les reconstructions tridimensionnelles d'arbres. Je le remercie chaleureusement de son aide précieuse et de ses multiples conseils.

Au cours de ces quelques années passées au sein de l'UMR AMAP, plusieurs personnes m'ont apporté leur aide et leurs conseils avisés : Pascal Ferraro (pour m'avoir initié à AMAPmod au cours de mon DEA), Marilyne Laurans (pour la construction des symboles de feuilles), Michaël Guérout (pour son aide sur le terrain), Patrick Heuret (pour ses Conseils avec un grand C !), Yves Caraglio (pour ses connaissances des Plantes avec un grand P !), Jean-Baptiste Durand, Christophe Pradal et Carine Véra (formation accélérée au langage Python et au langage du logiciel R), Frédéric Théveny (pour sa patience infinie face aux « bugs » informatiques), Yannick Brohard et Marie-Hélène Lafond (pour les recherches bibliographiques et les conseils de mise en page)... Tous ces moments passés « entre collègues » puis souvent « entre amis » m'ont donné de l'énergie au quotidien pour continuer et terminer cette longue route.

Je n'oublie pas non plus Pierre Barbier de Reuille, Fernando Ramirez de Arellano, Nicolàs Frank, Nathalie Lamanda, Anne-Laure Decombeix, Cloé Paul-Victor, Frédéric Boudon et Céline Leroy, compagnon de bureau !

Et bien sûr ma famille !

Bonne lecture et pardon à ceux que j'ai oublié !!!

Sommaire

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GENERALE	3
CHAPITRE 2 : SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE ET PROBLEMATIQUE DE L'ETUDE	8
1 LE SYSTEME AERIEN D'UNE PLANTE	9
1.1 Croissance et ramification chez les végétaux.....	9
1.2 Quelques concepts architecturaux.....	11
1.3 Développement architectural du Noyer hybride <i>Juglans nigra</i> × <i>Juglans regia</i>	13
2 ESTIMATION DES TRANSFERTS RADIATIFS AU SEIN DES COUVERTS VEGETAUX	15
2.1 Modélisation des transferts radiatifs.....	15
2.2 Limites d'utilisation des modèles.....	18
3 QUELS FACTEURS CONTROLONT LA CROISSANCE DES POUSSES ?.....	19
3.1 La croissance primaire.....	20
3.2 La croissance secondaire	25
3.3 Conclusions	25
4 MODELISATION DE LA CROISSANCE DE LA STRUCTURE AERIENNE D'UNE PLANTE.....	26
4.1 Contexte scientifique.....	26
5 CONCLUSIONS ET PROBLEMATIQUE DE L'ETUDE	29
CHAPITRE 3 : MATERIEL BIOLOGIQUE ET METHODOLOGIE GENERALE.....	31
1 PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET DU MATERIEL BIOLOGIQUE.....	32
1.1 Le site expérimental.....	32
1.2 Matériel biologique utilisé.....	33
2 METHODES DE DESCRIPTION ET MESURE DE L'ARCHITECTURE DES ARBRES ETUDIES	34
2.1 Principe général de la méthodologie AMAPmod	35
2.2 Description et mesures réalisées sur les arbres étudiés	35
2.3 Aspects méthodologiques particuliers liés à notre objet d'étude.....	37
3 CALCULS DE BILANS RADIATIFS	38
3.1 Constitution d'une scène virtuelle	38
3.2 MIR : Interception du rayonnement incident, direct et diffus.....	39
3.3 MUSC : traitement des rediffusions multiples au sein du couvert.....	39
3.4 RadBal : intégration des résultats pour des conditions radiatives données.....	40
4 MODULES DEVELOPPES SPECIFIQUEMENT	41
4.1 Utilisation des modules de transferts radiatifs de la plateforme Archimed sous le langage Python.....	41
4.2 Automatisation de la reconstruction de la géométrie du feuillage et des calculs radiatifs	42
CHAPITRE 4 : ETUDE DE SENSIBILITE DE DIFFERENTES METHODES D'ESTIMATION DES CARACTERISTIQUES GEOMETRIQUES DU FEUILLAGE SUR L'INTERCEPTION SIMULEE DU RAYONNEMENT ET SUR LES ECLAIREMENTS FOLIAIRES.....	43
1 INTRODUCTION.....	45
2 MATERIEL ET METHODES.....	47
2.1 Site et matériel végétal	47
2.2 Mesures et calibration des modèles.....	47
2.3 Reconstruction des plantes virtuelles	49
2.4 Simulation du bilan radiatif.....	51

2.5 Analyses statistiques.....	53
3 RESULTATS	54
3.1 Analyse des variables biométriques.....	54
3.2 Effet de la position et de l'orientation des feuilles sur l'interception de la lumière par les branches maîtresses.	56
3.3 Impact sur le bilan radiatif à l'échelle de l'arbre	57
4 DISCUSSIONS	59
4.1 Surface foliaire	60
4.2 Agrégation du feuillage	61
4.3 Orientation des feuilles.....	62
4.4 Forme du limbe et inclinaison des folioles	63
CHAPITRE 5 : ANALYSE DE LA VARIABILITE DE LA CROISSANCE DES POUSSES ANNUELLES EN FONCTION DE LEUR POSITION DANS LA COURONNE ET DE LA DISPONIBILITE EN LUMIERE	66
1 INTRODUCTION.....	68
2 MATERIEL ET METHODES.....	71
2.1 Matériel végétal et mesures réalisées.....	71
2.2 Reconstruction des représentations tridimensionnelles des Noyers	72
2.3 Simulation du bilan radiatif.....	74
2.4 Variables analysées	75
2.5 Analyses statistiques.....	78
3 RESULTATS ET DISCUSSION.....	79
3.1 Caractérisation de la variabilité inter annuelle	79
3.2 Distribution de la longueur, du nombre d'entre-nœuds et du nombre de feuilles des PA 2001, 2002 et 2003.....	81
3.3 Relation entre nombre de feuilles, position des PA dans la couronne et disponibilité en lumière	83
3.4 Analyse des effets inter-annuels entre PA mère et PA fille.....	86
3.5 Prédiction de la longueur et du nombre de feuilles portées par PA.....	90
4 DISCUSSION GENERALE	92
4.1 Influence des effets inter-annuels sur la séquence de développement des pousses annuelles	93
4.2 Pertinence des variables VI , D_{C-PA} et $rPPFD$ pour évaluer la croissance des pousses annuelles.....	95
4.3 Méthodologie employée.....	98
CHAPITRE 6 : CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES.....	101
1 CONCLUSIONS	102
2 PERSPECTIVES	104
BIBLIOGRAPHIE.....	108
ANNEXES	121

Chapitre 1 : Introduction générale

L'analyse de la croissance et du développement de la couronne des arbres est particulièrement difficile. Comparativement aux plantes annuelles, les arbres se caractérisent généralement par leur grande taille et leur grand nombre d'entités constitutives, ce qui peut être à l'origine d'une forte hétérogénéité des conditions microclimatiques au sein de leur couronne. Par ailleurs, en tant qu'*espèces pérennes*, leur développement intègre l'effet des conditions environnementales sur plusieurs années. L'analyse de l'*architecture aérienne* des arbres est complexe car elle est le résultat de processus de croissance endogènes dont l'expression est modulée par des facteurs environnementaux qui évoluent au cours du temps (Barthélémy *et al.* 1997).

Deux approches différentes et complémentaires permettent d'analyser les caractères « variants » et « invariants » du développement des arbres : l'analyse architecturale s'attache à identifier en premier lieu les caractéristiques récurrentes du développement des structures dans des situations contrastées puis, dans un deuxième temps, quantifie la plasticité phénotypique attribuable au milieu. Les approches agronomiques et écophysiologiques procèdent selon une démarche expérimentale plus directe en testant l'action de variables biophysiques sur la croissance, mais en attachant souvent une importance secondaire aux caractéristiques architecturales des plantes étudiées. Ces deux approches, analytique et expérimentale, sont complémentaires et concourent à la compréhension de la plasticité phénotypique des arbres.

La modélisation du développement architectural des arbres en réponse aux facteurs environnementaux est un thème de recherche en plein essor grâce au développement récent de méthodes et d'outils informatiques dédiés à l'analyse et à la simulation de l'architecture de plantes. En pratique cependant, le développement des modèles est surtout limité par la compréhension très partielle que l'on a des processus fonctionnels régissant la croissance. Ainsi, l'allocation de la biomasse au sein de la couronne est un des points faibles des modèles de croissance individuelle d'arbre (Lacointe 2000 ; Le Roux *et al.* 2001). La connaissance des mécanismes de contrôle de la physiologie de la croissance des pousses étant restée longtemps incomplète (Stafsform 1995), la croissance des arbres en réponse aux conditions environnementales a longtemps été modélisée de manière empirique (de Reffye *et al.* 1989 ; Prusinkiewicz et Lidenmayer 1990).

Puisque le développement des arbres résulte des interactions entre structures et fonctions sur lesquelles les facteurs environnementaux peuvent agir, il est nécessaire de caractériser et quantifier les interactions dynamiques entre ces derniers. Dans ce cadre, la modélisation des relations structure-fonction offre de nouvelles perspectives. En effet, cette approche de modélisation intègre en général des connaissances à l'échelle des métamères (ou des unités de croissance) et le développement des plantes est considéré comme une propriété émergente des

interactions locales entre les constituants des plantes et entre ces éléments et leur environnement (Godin et Sinoquet 2005).

Le Noyer est un objet d'étude intéressant car sa production de fruits et de bois à forte valeur économique a suscité de nombreuses recherches fondamentales et appliquées : l'amélioration et la sélection génétique des Noyers à fruit (Germain 1997) et à bois (Fady et Lefèvre 1995), la morphogenèse (Mauget 1984), le contrôle de la rhizogenèse et la culture *in vitro* d'embryons (Jay-Allemand *et al.* 1991), la compréhension du fonctionnement physiologique (Le Dizès *et al.* 1997) et biochimique (Le Roux *et al.* 1999) de l'arbre, l'analyse de la couleur du bois (Janin *et al.* 1993). Parmi ces travaux, la confrontation des connaissances acquises sur la variabilité architecturale et morphologique du Noyer d'une part (Sabatier et Barthélémy 2001 ; Sabatier *et al.* 2003), et celles acquises sur la physiologie de sa croissance d'autre part (Lacointe *et al.* 1993 ; Lacointe *et al.* 2004) nous offre la possibilité de mieux comprendre le développement de la couronne.

Le Dizès *et al.* (1997) et Balandier *et al.* (2000) ont élaboré un premier modèle de simulation de la croissance et du développement de Noyers isolés, intégrant les influences réciproques de l'architecture et du métabolisme carboné. Cet outil leur a permis de simuler l'évolution de la structure tridimensionnelle et la répartition de la biomasse entre les différents organes sur de jeunes Noyers, i.e. faiblement ramifiés. Cependant, les auteurs soulignent que certains concepts architecturaux tels que la différenciation morphologiques des axes ou la notion de gradients morphogénétiques n'ont pas été intégrés à leur modèle, et que celle-ci constituerait une amélioration significative. Par ailleurs, Balandier *et al.* (2000) indiquent que le point faible du modèle réside dans la formalisation des effets de la distance géométrique entre source et puits sur l'allocation de la biomasse.

Les approches récentes de modélisation proposent de nouveaux outils pour tester des hypothèses de croissance. La reconstruction de plantes tridimensionnelles à partir de plantes réelles permet (i) d'analyser leur topologie et leur géométrie et (ii) de simuler des variables biophysiques et écophysiologiques difficiles à mesurer *in situ* puis de les intégrer sur l'ensemble de la plante. Néanmoins, cette approche est fortement contrainte par la difficulté à collecter les données architecturales et géométriques de la structure ligneuse et du feuillage nécessaires à la construction des plantes virtuelles. Des travaux doivent donc être menés d'une part pour développer des méthodes de mesure et de reconstruction du feuillage efficaces et d'autre part pour évaluer l'importance respective des différents paramètres de structure.

C'est dans ce contexte que cette thèse a été engagée. Les objectifs de la thèse s'articulent donc autour de deux questions principales :

(1) Quelles sont les conséquences, lors de la reconstruction de plantes tridimensionnelles, des simplifications de la géométrie du feuillage sur les propriétés radiatives des couronnes reconstruites ?

(2) Est-il possible de quantifier les relations entre la croissance des pousses annuelles, leur position au sein de la couronne et le climat radiatif local ?

Dans un premier temps, notre objectif a été d'analyser l'impact sur l'interception de la lumière de variables nécessaires à la reconstruction de plantes virtuelles mais dont la mesure nécessite un travail long et difficile qui rend indispensable l'utilisation de méthodes d'extrapolation. L'originalité de ce travail est (i) d'analyser successivement l'influence de la qualité des estimations des variables décrivant la géométrie du feuillage sur le bilan radiatif d'une couronne, (ii) de réaliser cette étude sur trois couronnes de tailles variées et (iii) de tester l'impact de simplifications à l'échelle des feuilles

Dans un deuxième temps, nous avons analysé, par une approche corrélative et statistique, la part de variance des variables de croissance qui peut être attribuée au facteur « quantité de lumière reçue » vis à vis d'autres facteurs de type position topologique. Une originalité de ce travail est (i) de tester la pertinence d'un indice morphologique construit sur la base d'hypothèses fonctionnelles et (ii) de tester si des effets inter-annuels permettent de mieux expliquer la variabilité de la croissance des PA. Ce travail a été réalisé sur un jeu de données acquises en conditions naturelles d'éclairement.

Nous nous sommes limités à l'étude du développement végétatif d'arbres isolés. Nous avons travaillé à l'échelle des pousses annuelles car la plasticité phénotypique n'est pas une réponse de la plante entière mais une propriété individuelle des méristèmes, feuilles, branches et racines dont l'expression est modulée par les conditions environnementales (de Kroon *et al.* 2005).

Ce manuscrit comporte une synthèse bibliographique (chapitre 2) qui résume l'état des connaissances en ce qui concerne les processus de croissance et de ramification chez les végétaux (et en particulier ceux de l'espèce étudiée). Nous présentons ensuite dans ce chapitre l'intérêt et les limites de l'utilisation de quelques modèles de transfert radiatif au sein des couverts végétaux. Puis, nous précisons les connaissances acquises sur les déterminants de la croissance des pousses à travers un ensemble d'études expérimentales. Nous montrons enfin l'intérêt des modèles de croissance qui sont devenus des outils pour tester des hypothèses de croissance et intégrer les connaissances existantes.

Un chapitre méthodologique (chapitre 3) expose le principe général des méthodes utilisées pour décrire l'architecture des arbres étudiés et en simuler le bilan radiatif. Les mesures communes à l'ensemble des arbres étudiés sont décrites dans ce chapitre. En revanche, les mesures réalisées et exploitées spécifiquement dans le cadre des chapitres 4 et 5 sont détaillées dans ces derniers.

Puis, nous proposons une analyse des effets de la géométrie et de la disposition spatiale des feuilles sur l'interception du rayonnement et les éclairissements foliaires dans les couronnes tridimensionnelles d'arbres (chapitre 4). Les résultats obtenus dans ce chapitre ont fait l'objet d'un article soumis à la revue *Ecological Modelling*¹.

Puis, nous présentons une analyse de la variabilité de la croissance des pousses annuelles en fonction de leur position dans la couronne et de leur disponibilité en lumière (chapitre 5). Ce chapitre est rédigé selon le format classique d'un article scientifique.

Enfin, une conclusion générale (chapitre 6) rappelle les résultats majeurs obtenus dans le cadre de cette thèse. Des améliorations de ce travail (réalisables à court terme) et des perspectives sont proposées.

¹ Soumis le 20 octobre 2005

Chapitre 2 : Synthèse bibliographique et problématique de l'étude

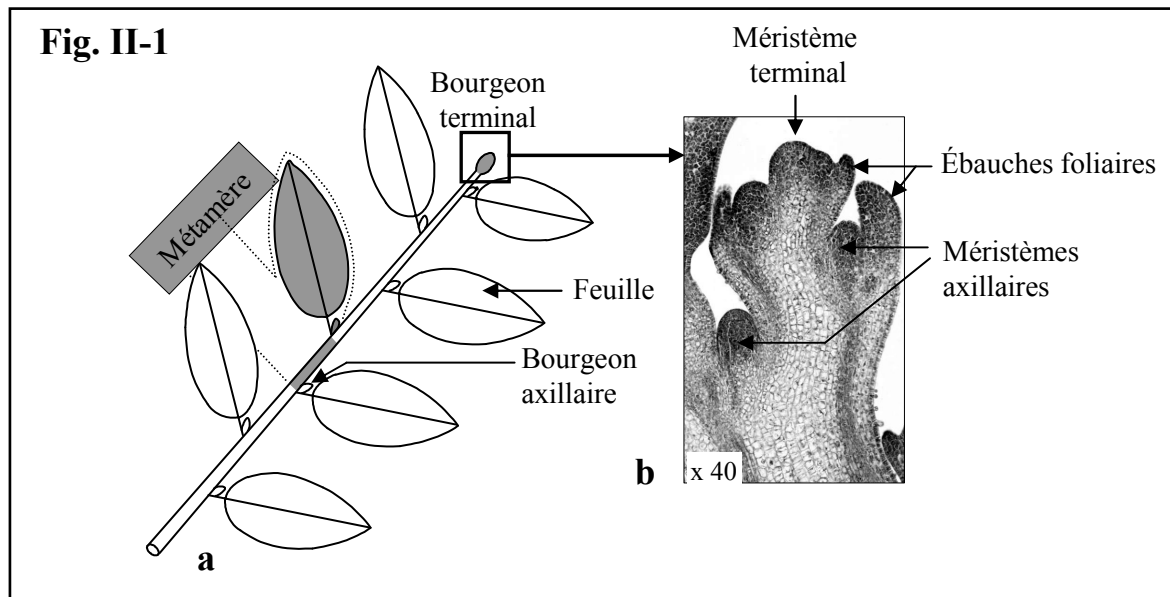


Figure II-1. (a) Organisation générale de la tige en succession de métamères. (b) Détail d'un apex de *Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae (Photo : J. L. Bompar). Les schémas sont d'après Heuret, 2002.

L'objectif de cette synthèse bibliographique est, dans un premier temps, de rappeler succinctement les notions et définitions relatives au développement et à l'architecture du système aérien propre aux végétaux vasculaires. Les connaissances acquises sur le développement architectural de l'espèce étudiée ont été plus particulièrement détaillées.

Nous nous sommes ensuite intéressé à la caractérisation du climat radiatif au sein d'une couronne et aux déterminants de la variabilité de la croissance des pousses annuelles. C'est pourquoi nous présentons dans la partie suivante les différentes approches utilisées dans la modélisation des transferts radiatifs. Les limites d'utilisation actuelle de ces modèles sont précisées. Nous présentons ensuite les connaissances acquises sur les déterminants de la croissance des pousses à travers un ensemble d'études expérimentales. Nous montrons enfin l'intérêt des modèles de croissance qui sont devenus des outils pour tester des hypothèses de croissance et intégrer les connaissances existantes.

1 Le système aérien d'une plante

L'étude du développement et de l'architecture du système aérien des plantes a permis d'identifier des processus communs à un grand nombre d'espèces végétales. Nous rappelons ici quelques définitions.

1.1 Croissance et ramification chez les végétaux

Le développement du système aérien chez les végétaux vasculaires est le résultat de trois phénomènes : la croissance primaire, la ramification et la croissance secondaire (Champagnat *et al.* 1986). La croissance primaire et la ramification impliquent chacun les méristèmes primaires, i.e. un ensemble de cellules situées à l'extrémités des tiges et des racines.

1.1.1 La croissance

Les axes sont constitués d'unités élémentaires appelées métamères (White 1979), constituées par une feuille, le nœud d'insertion de la feuille et l'entre-nœud sous-jacent (figure II-1) (Nougarède 1965). La croissance primaire (aussi désignée croissance en longueur) résulte de deux mécanismes distincts : l'organogenèse et l'allongement (Champagnat *et al.* 1986). L'organogenèse est le résultat d'un phénomène de division cellulaire et correspond à l'initiation des futurs organes au niveau du méristème terminal. Le bourgeon est constitué d'ébauches foliaires et de cellules situées à leur base qui se différencieront plus tard en

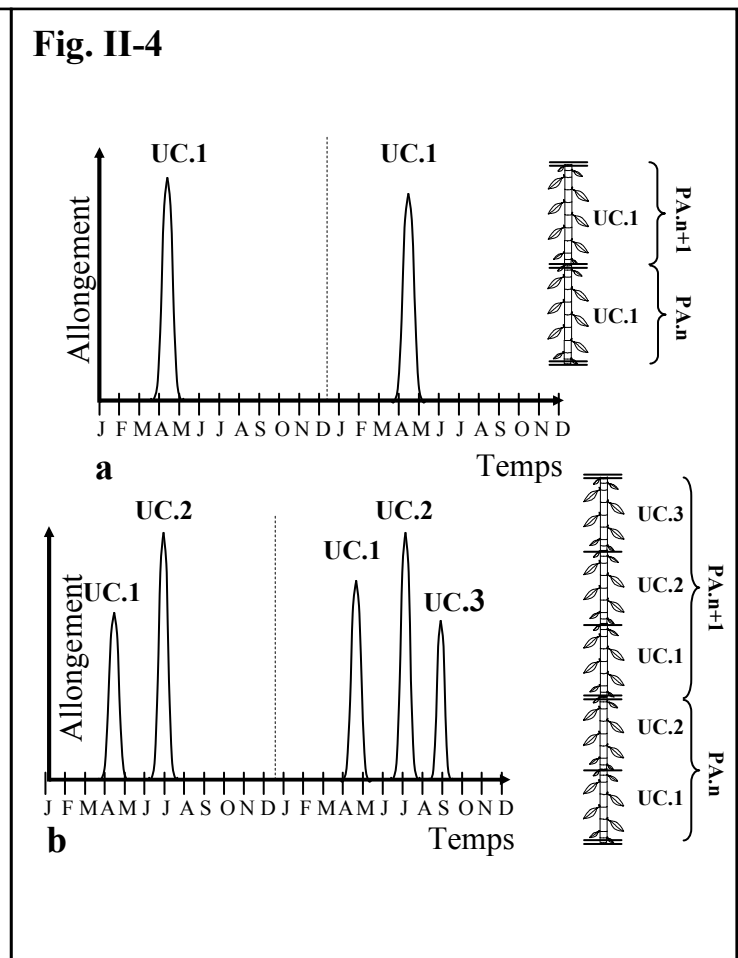
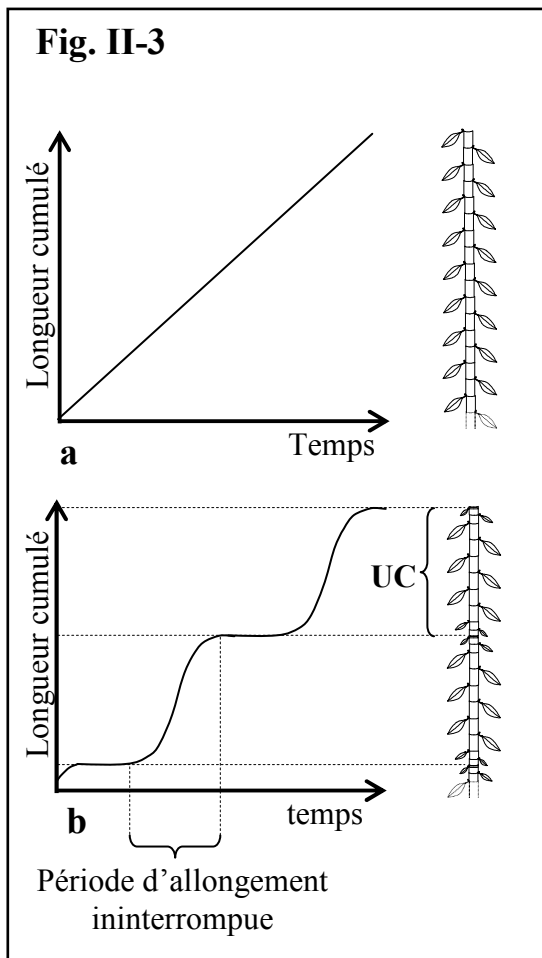
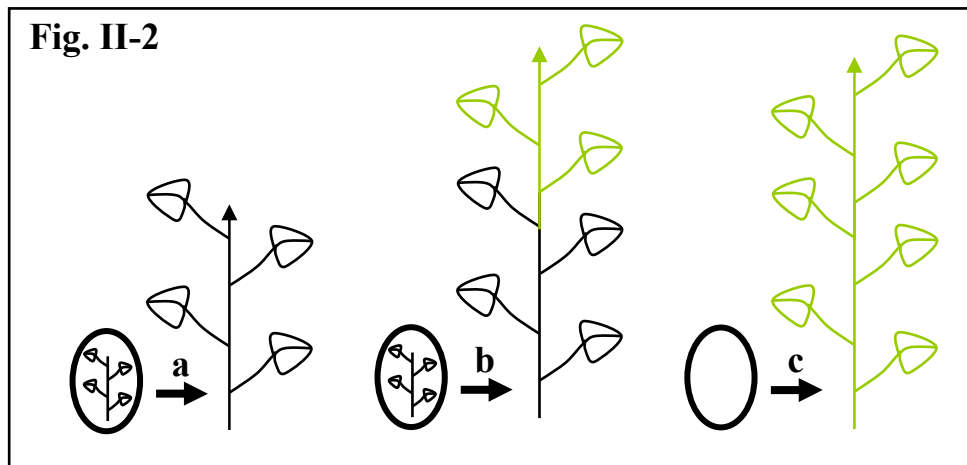


Figure II-2. Représentation schématique de trois types de pousses : (a) entièrement préformée, (b) en partie préformée et en partie néoformée et (c) entièrement néoformée. Les éléments préformés sont en noir et les éléments néoformées en vert. Redessiné à partir de Caraglio et Barthélémy, 1997.

Figure II-3. (a) croissance continue ou (b) rythmique. Les schémas sont d'après Heuret, 2002.

Figure II-4. (a) croissance annuelle monocyclique ou (b) polycyclique. Les schémas sont d'après Heuret, 2002.

méristème latéral. La disposition spatiale des primordia successifs dépend des règles de phyllotaxie de l'espèce. Le nombre et la disposition des feuilles sont déterminés durant cette phase. La phase d'allongement est la manifestation la plus visible de la croissance primaire durant laquelle se mettent en place les feuilles.

Lorsque toutes les pièces de la future pousse sont présentes à l'état d'ébauche dans le bourgeon avant l'allongement, on parle de préformation ou de croissance prédéterminée (Caraglio et Barthélémy 1997). Dans le cas contraire, on parle de néoformation. Une tige ou portion de tige issue d'un bourgeon peut être, en fin d'allongement, entièrement préformée ou entièrement néoformée (figure II-2). Une tige peut également être constituée d'une partie préformée suivie d'une partie néoformée (figure II-2). De nombreux auteurs ont montré que le nombre d'organes préformés et néoformés dans une pousse dépend de l'espèce, du stade de différenciation et de la position de la pousse dans la couronne (Critchfield 1960 ; Kozlowski 1971 ; Remphrey et Powell 1984 ; de Reffye *et al.* 1991 ; Costes 1993 ; Davidson et Remphrey 1994 ; Puntieri *et al.* 2000 ; Sabatier et Barthélémy 2001 ; Puntieri *et al.* 2002). Chez certaines espèces, le passage de la préformation à la néoformation peut être observé par des marqueurs morphologiques tels que la variabilité de la forme des feuilles et présence d'un entre-nœud court (chez le Peuplier noir) ou bien les caractères de la floraison et de la ramification (chez l'Abricotier). Parfois, aucun marqueur morphologique ne permet de distinguer le passage de la préformation à la néoformation. Dans ce cas, l'utilisation de méthodes statistiques basées sur la déconvolution offre des outils pour estimer la part respective de ces deux phénomènes (Guédon *et al.* 2006).

La croissance primaire peut être qualifiée en fonction de son expression dans le temps. Les différents termes définis ci-dessous proviennent des revues de (Caraglio et Barthélémy 1997) et (Barthélémy 2003). Lorsque la période d'allongement des tiges est continue, i.e. sans interruption de la période de croissance, on parle de croissance continue (figure II-3). En revanche, la croissance est dite rythmique si les périodes de repos et périodes d'allongement alternent. Dans ce cas, la portion de tige mise en place au cours de la période d'allongement ininterrompue est nommé unité de croissance (UC). Une pousse annuelle (PA) désigne la portion de tige mise en place durant une saison de végétation. Lorsqu'une PA est composée d'une seule UC, la PA est dite monocyclique (figure II-4). Si plusieurs UC sont mise en place durant la saison de végétation, on parle alors de PA polycyclique. L'alternance de phases d'allongement et de repos présente un déterminisme endogène à base génétique et est modulé par les facteurs du milieu. L'existence de marqueurs morphologiques de la rythmicité de la croissance (diminution de la taille des entre-nœuds ou de la surface foliaire, par exemple) permet de caractériser *a posteriori* son expression dans le temps.

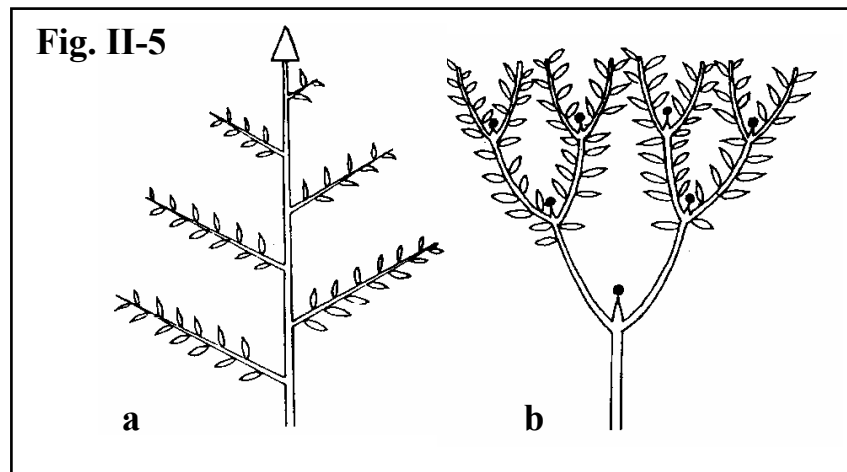


Figure II-5. (a) Développement monopodial ou (b) sympodial. Les schémas sont d'après Hallé *et al.*, 1978.

La croissance secondaire est le résultat de la différenciation du méristème secondaire des tiges, appelé cambium. Cette différenciation cellulaire forme les tissus conducteurs : le xylème secondaire et le phloème secondaire (Dickson 1991). Le transport des assimilats a lieu dans les tubes criblés du phloème. Le xylème assure un rôle de soutien mécanique et sa partie conductrice, l'aubier, assure l'alimentation hydrique et minérale des zones puits telles que les feuilles.

1.1.2 La ramification

La ramification latérale résulte de la mise en place d'un méristème latéral par le méristème terminal. Le méristème latéral met en place une feuille et une zone méristématique à sa base, zone pouvant donner naissance à un bourgeon axillaire ou non (chez la plupart des résineux, par exemple, cette zone reste méristématique). Si un bourgeon axillaire est mis en place, il peut donner naissance à un axe latéral feuillé. Par la suite, on distinguera l'axe porteur et l'axe porté. La ramification est qualifiée de monopodiale lorsqu'elle résulte de la croissance indéfinie du méristème apical (figure II-5). Dans ce cas, le méristème terminal assure la croissance d'année en année. En revanche, lorsque la croissance du méristème apical est définie ou bien que l'axe principal perd sa dominance par rapport aux axes latéraux, on parle de ramification sympodiale.

La période d'allongement des axes latéraux a conduit à distinguer les pousses sylleptiques, proleptiques et proventives (Caraglio et Barthélémy 1997). Lorsque l'allongement de l'axe porteur et de l'axe latéral est synchrone, on parle de pousses sylleptiques. En revanche, une pousse latérale est dite proleptique si elle s'allonge après un temps de repos. Les bourgeons proventifs correspondent à l'allongement d'une tige différé de plusieurs années après l'initiation des organes.

1.2 Quelques concepts architecturaux

L'architecture d'une plante peut être définie comme la nature et l'agencement relatif de chacune de ses composantes. Elle est l'expression d'un équilibre entre des processus endogènes de croissance et des contraintes extérieures exercées par le milieu (Barthélémy 1988). Dans cette partie, nous décrivons succinctement le concept de modèle architectural et d'unité architectural, ainsi que la notion de gradients morphogénétiques. D'autres concepts architecturaux (tel que la réitération) n'ont pas été décrits car nous n'y ferons pas référence au cours de ce travail.

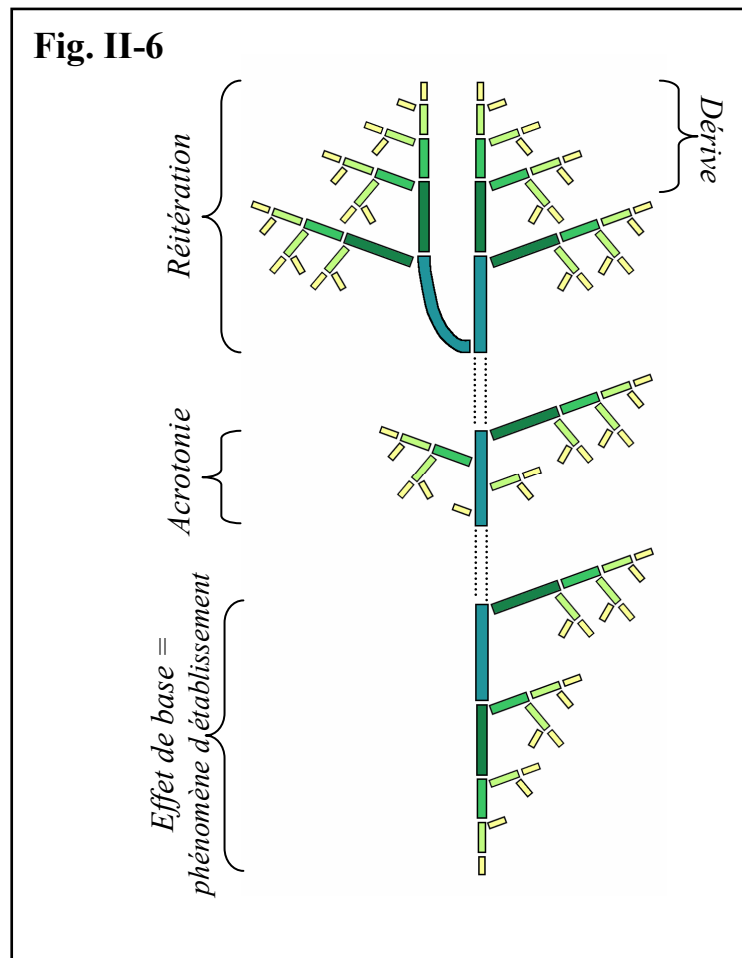


Figure II-6. Représentation théorique de la répartition d'entités botaniques ayant les mêmes caractéristiques morphologiques en fonction de quatre gradients morphogénétiques : l'effet de base, l'acrotonie, la réitération et la dérive (d'après Barthélémy *et al.*, 1997). Chaque rectangle correspond à une entité. Les entités de la même couleur et de même taille possèdent des caractéristiques morphologiques équivalentes.

1.2.1 Les modèles architecturaux et le concept d'unité architecturale

Une première classification complète de l'architecture des végétaux a été proposée en 1970 par Hallé et Oldeman (1970). D'après l'observation de plantes en régions tropicales, 23 modèles architecturaux ont été décrits pour le règne végétal (Hallé *et al.* 1978a). La typologie des modèles architecturaux repose sur quatre critères principaux : la croissance, la ramification, la direction de croissance des axes et la position de la sexualité.

Les modèles architecturaux ont permis de caractériser la stratégie globale de développement des plantes. Etant donné la forte variabilité constatée au sein d'un modèle architectural donné, le concept d'unité architecturale a été défini. Il rend compte du stade précis de développement des individus d'une même espèce où toutes les catégories d'axes sont exprimées.

1.2.2 Les gradients morphogénétiques

L'évolution des caractéristiques des entités botaniques - telles que le nombre et la longueur des entre-nœuds ou des UC, le type de rameaux produits et le taux de pré/néoformation - évolue de manière continue et graduelle au cours de l'ontogenèse des plantes. L'analyse d'un grand nombre d'espèces végétales a mis en évidence l'existence de gradients morphogénétiques (figure II-6) propres à l'organisation architecturale d'un végétal (Barthélémy *et al.* 1997). Nous présentons ci-dessous cinq gradients couramment observés chez les végétaux.

- *L'effet de base.* Lors de la phase d'établissement ou de maturation, la vigueur des pousses augmente progressivement. Ce gradient, bien visible sur le tronc lors des stades juvéniles, est appelé effet de base. Il peut affecter entre autres la longueur, le nombre de nœuds par UC et le nombre de branches portées (Bouroulet *et al.* 1994 ; Coudurier *et al.* 1995 ; Barczy *et al.* 1997a ; Heuret 1998 ; Nicolini 1998).
- *La dérive.* Elle correspond à la diminution plus ou moins rapide de la vigueur des méristèmes (Costes *et al.* 1995 ; Coudurier *et al.* 1995 ; Nicolini 1998).
- *L'ordre de ramification.* L'axe issu d'une graine est un axe d'ordre 1, les axes portés par celui-ci sont des axes d'ordre 2, et ainsi de suite. Une diminution de la vigueur accompagne souvent une augmentation de l'ordre de ramification des axes (Costes *et al.* 1995 ; Barthélémy *et al.* 1997 ; Nicolini 1997).

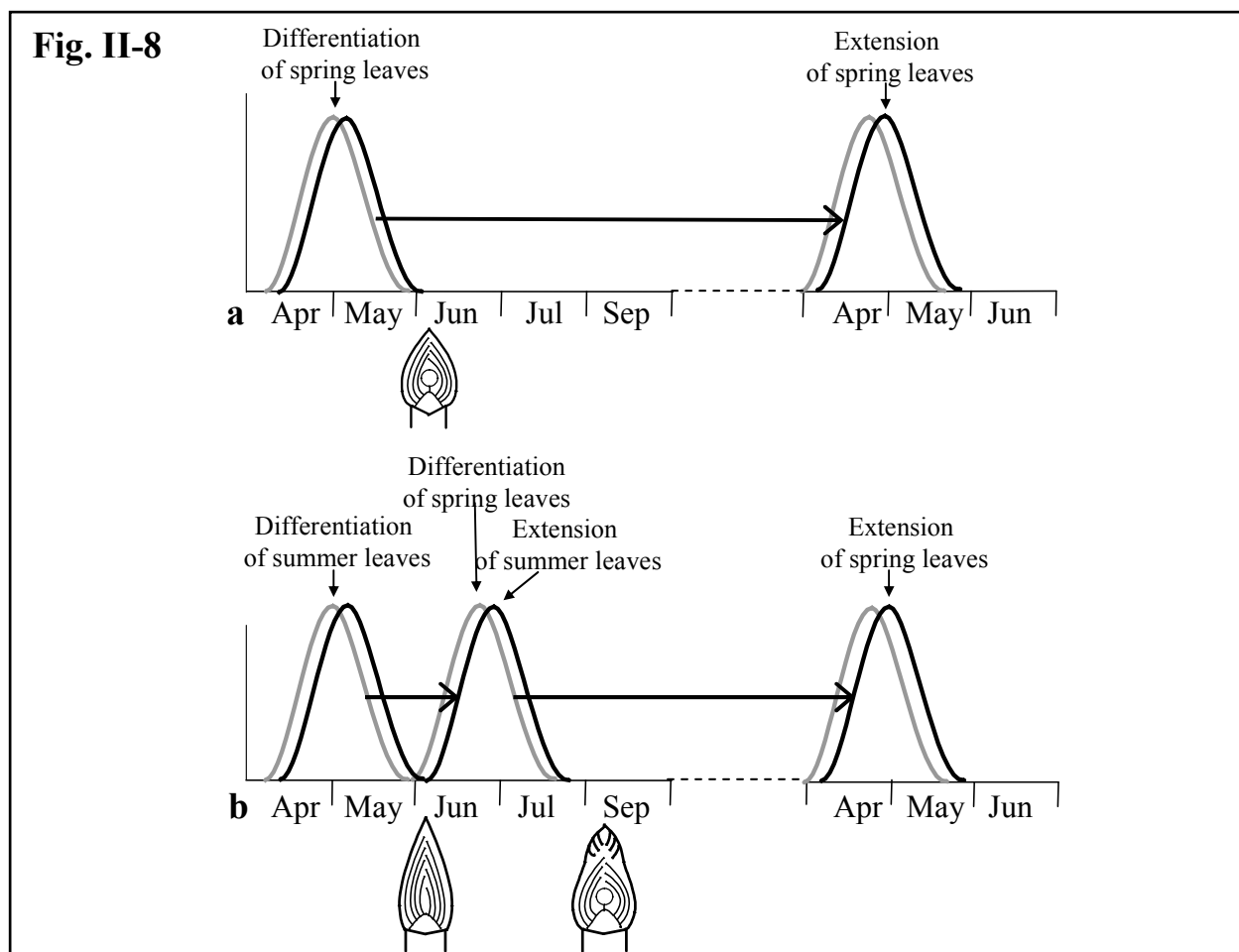
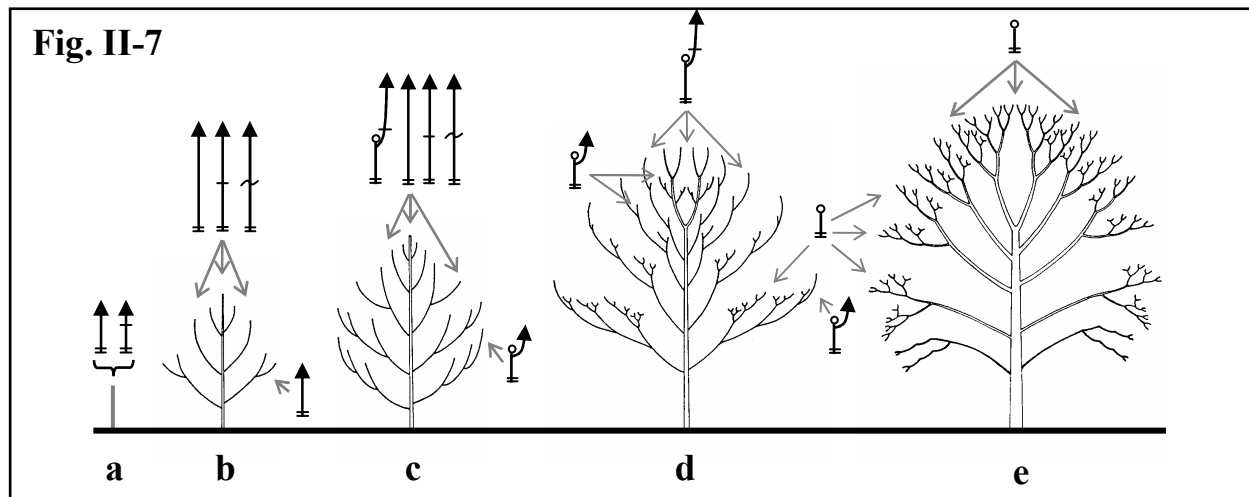


Figure II-7. Séquence de développement architectural et structure des pousses annuelles successives associées chez le Noyer commun, *Juglans regia* L. (d'après Sabatier et Barthélémy, 2001). Légende : ⊥ : arrêt de croissance inter-annuel, - : arrêt de croissance intra-annuel, ~ : ralentissement de croissance intra-annuel, ○ : floraison.

Figure II-8. Représentation schématique de la structure du bourgeon et des cycles ontogéniques de *Juglans regia* pour (a) une pousse monocyclique florifère et (b) une pousse bicyclique florifère. Le niveau de différenciation et d'extension sont indiquées par des courbes au trait plein ou pointillé, respectivement. ○ : floraison femelle terminale. (d'après Sabatier *et al.*, 2003).

- *La répartition des rameaux sur l'axe porteur.* Lorsque les rameaux latéraux sont préférentiellement situés en position apicale d'une unité de croissance, on parle d'acrotonie. Les termes de mésotonie et basitonie désignent respectivement une position médiane et basale des rameaux latéraux sur l'entité porteuse. Des gradients de vigueur sont souvent associés à ces trois types de ramification (Caraglio et Barthélémy 1997).
- *La répartition des rameaux selon leur direction de croissance.* Le développement préférentiel des rameaux en position supérieure, latérale ou inférieure de l'entité porteuse est qualifié d'épitonie, d'amphitonie ou d'hypotonie. Ces répartitions selon des directions de croissance préférentielles sont souvent associées à des gradients de vigueur croissant ou décroissant (Barthélémy *et al.* 1997).

1.3 Développement architectural du Noyer hybride *Juglans nigra* × *Juglans regia*

1.3.1 Développement en milieu ouvert

Lors des premières années de croissance, le méristème apical du tronc édifie des pousses annuelles de plus en plus longues. Les premières branches se mettent en place durant la deuxième et la troisième année de croissance et elles sont positionnées dans la partie médiane à apicale des pousses annuelles (Sabatier 1999). Par la suite, des branches vigoureuses et des rameaux courts se développent dans la partie médiane du tronc. Sur les branches naissent des rameaux longs généralement hypotones et des rameaux courts épitones (figure II-7c).

La première floraison apparaît entre la 5^{ème} et la 9^{ème} année de croissance ; elle est responsable d'une modification de l'architecture de l'arbre. Le développement de l'axe, initialement monopodial, devient sympodial suite à la floraison terminale. Sur le tronc, un seul axe relais se met généralement en place (figure II-7d) (Sabatier 1999). L'arbre maintient une couronne de forme pyramidale. Au cours de phases ultérieures de développement, plusieurs relais s'établissent. Des fourches se constituent successivement et provoquent l'ouverture de la cime de l'arbre, modifiant ainsi la forme de la couronne (figure II-7e).

1.3.2 Organogenèse et allongement des pousses annuelles végétatives

Le débourrement des bourgeons hivernaux se produit entre fin avril et mi-mai (dans l'hémisphère nord) en fonction des conditions climatiques locales (figure II-8) et avec une forte variabilité individuelle. L'analyse du contenu des bourgeons et de la morphologie de la pousse émise chez une autre espèce de Noyer hybride (MJ209xRA) a montré que le nombre

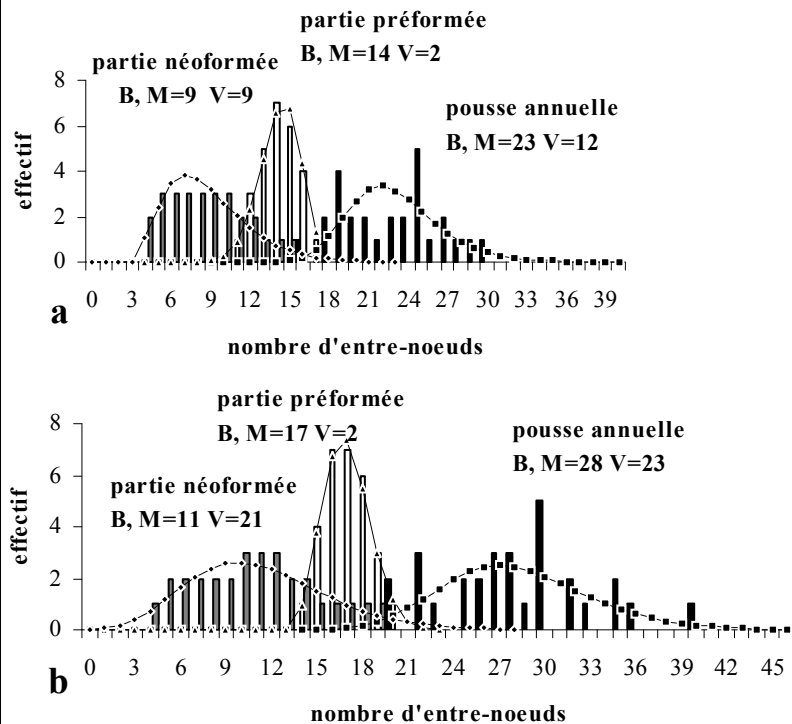
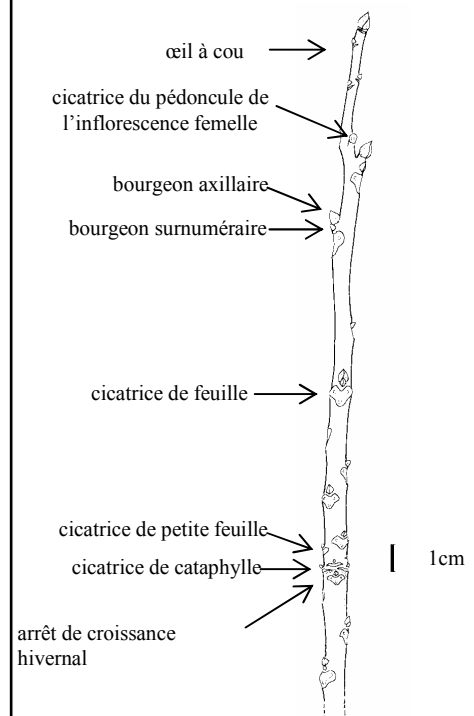
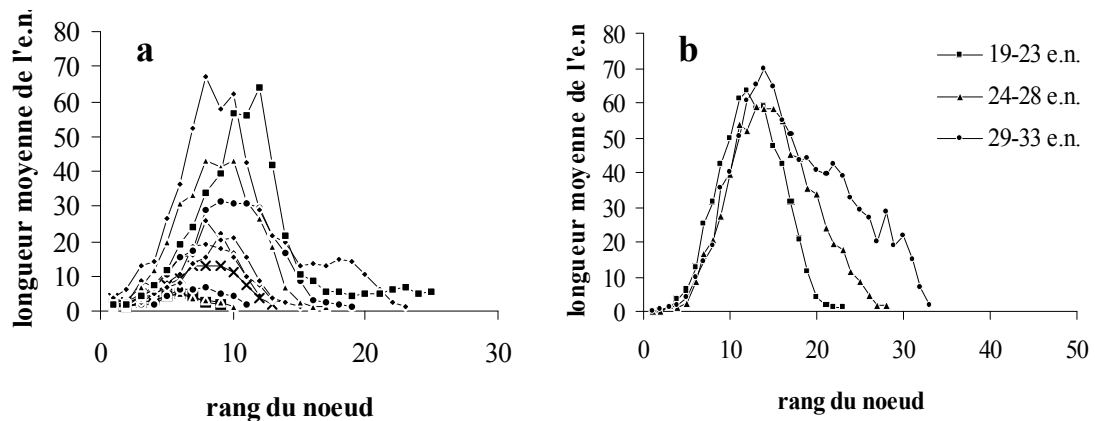
Fig. II-9**Fig. II-10****Fig. II-11**

Figure II-9. Contenu du bourgeon et structure de la pousse émise pour les pousses monocycliques végétatives. Distributions du nombre d'entre-nœuds des parties préformée dans le bourgeon hivernal (blanc) et néoformée (gris) de la pousse et de la pousse annuelle (noir) pour deux années de croissance successives sur des individus de MJ209xRA de 3 et 4 ans. (a) Pour 1993, effectif=27. (b) Pour 1994, effectif=29. M: moyenne, V : variance, B : loi binomiale, NB : loi binomiale négative. (d'après Sabatier, 1999 ; Guédon *et al.*, 2005).

Figure II-10. Morphologie d'une pousse florifère chez *Juglans* sp. (d'après Sabatier, 1999).

Figure II-11. Longueur moyenne (mm) de l'entre-nœud en fonction du rang du nœud (de la base au sommet de la pousse) selon le nombre d'entre-nœuds des pousses. (a) : pousses de 8 à 26 entre-nœuds d'un individu de *Juglans regia* âgé de 14 ans ; (b) : pousses de 19 à 33 entre-nœuds d'un individu *Juglans nigra* x *Juglans regia* âgé de 22 ans (d'après Sabatier, 1999).

moyen d'organes foliaires allongés est supérieur à celui présent dans le bourgeon hivernal avant le débourrement printanier (Guédon *et al.* 2005). Ce résultat confirme que les PA étudiées sont constituées d'une partie préformée (i.e. présente dans le bourgeon hivernal) et d'une partie néoformée (figure II-9).

A notre connaissance, aucune étude similaire n'a été réalisée chez le noyer hybride étudié (NG23×RA). Néanmoins, on peut supposer un comportement identique chez ces deux espèces étant donné leur proximité génétique. Des facteurs exogènes (tels que la disponibilité en lumière) semblent être impliqués dans le déterminisme de la néoformation mais les mécanismes impliqués n'ont pas été clairement établis chez cette espèce.

Les premières feuilles assimilatrices entièrement déployées sont visibles à partir du début du mois de juin. Les pousses annuelles sont mono-, bi- ou très rarement tri-cycliques. Les arrêts de croissance intra-annuels s'observent facilement par les cicatrices des cataphylles (feuilles écailleuses protégeant le bourgeon) laissées à la base et à l'extrémité des UC. Ces cicatrices sont séparées par des entre-nœuds courts (figure II-10). La longueur des entre-nœuds portant des cataphylles est nettement inférieure à celle des entre-nœuds portant des feuilles (figure II-11).

Les feuilles assimilatrices de *J. nigra* × *regia* sont composées imparipennées, formées de 9 à 15 folioles. La phyllotaxie est spiralée et d'ordre 2/5 (i.e. après 5 feuilles et une spire, la 2^{ème} feuille se trouve dans la même position que la première), soit un angle théorique de 144°. Les premières et dernières feuilles de chaque UC sont des cataphylles. Ces feuilles non assimilatrices chutent quelques semaines après leur formation. La date des premières abscissions foliaires (généralement au début du mois d'octobre) et la période durant laquelle elle s'étale varient fortement suivant les conditions environnementales (période de sécheresse, diminution brutale de la température).

1.3.3 Pousses courtes et pousses longues

Chez certaines espèces ligneuses, deux catégories de PA peuvent facilement être distinguées en fonction de leur longueur : les pousses annuelles courtes (PC) ou brachyblastes et les pousses annuelles longues (PL) ou auxiblastes. Ces deux types de PA se distinguent aisément dans les genres *Acer*, *Cedrus*, *Corylus*, *Pyrus*, *Populus*, *Fagus*, *Betula*, *Larix* et *Ginko* (cité par Takenaka (1997)) et également chez *J. nigra* × *regia* et *J. regia* (Sabatier 1999). Ces deux types de PA se distinguent par l'allongement des entre-nœuds, les PC étant caractérisées par un allongement très limité de ces derniers. Nicolini et Chanson (1999) définissent la PC comme une pousse entièrement préformée et n'ayant pas la capacité de ramifier.

Les différences morphologiques PC/PL marquent profondément l'architecture des arbres (Hallé *et al.* 1978b) et se répercutent parfois au niveau des organes portés. Ainsi, les feuilles portées par les PC ont une surface foliaire individuelle inférieure à celle des feuilles portées par les PL chez *Fagus sylvatica* (Planchais 1998) et *Malus domestica* var. 'Fuji' et 'Braeburn' (Lauri et Téroouanne 1995).

Les PC contribuent peu à la charpente mais jouent en revanche un rôle essentiel dans l'exploitation du milieu. Chez le Hêtre, Thiébaud *et al.* (1985) indiquent que les PC représentent 37% du poids sec des PA de l'année mais 77% de la surface foliaire. Les PL contribuent à la mise en place de l'architecture aérienne par leur aptitude à ramifier. Chez les arbres adultes, les PC sont généralement situées au centre de la couronne alors que les PL occupent une position périphérique.

2 Estimation des transferts radiatifs au sein des couverts végétaux

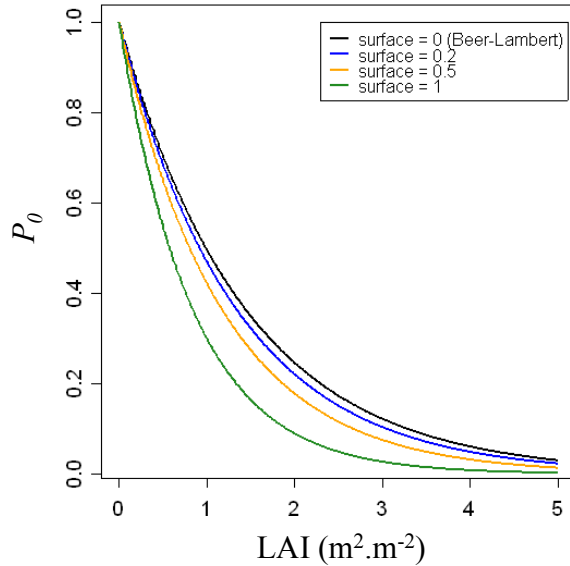
Le rayonnement absorbé par les plantes est considéré comme une variable physiologiquement importante car il est relié à la croissance des plantes, à la production de biomasse et au rendement. Cependant, cette variable est difficile à mesurer expérimentalement, ce qui est d'autant plus vrai lorsque l'on s'intéresse aux éléments constituant la couronne (par exemple la mesure des éclaircissements foliaires individuels). Réaliser des estimations du bilan radiatif fiables et continues dans l'espace et le temps implique le plus souvent d'utiliser un modèle de transfert radiatif. Nous présentons les différentes approches utilisées dans ces modèles ainsi que les limites actuelles de leur utilisation.

2.1 Modélisation des transferts radiatifs

Les très nombreux modèles existant sont généralement classés en fonction du niveau de description de la structure du couvert. Les variables de sortie calculées dépendent directement du niveau de description du couvert : de la foliole (élément d'une feuille composée) au couvert. La classification adoptée ici a été proposée par Sinoquet (1993) et Sinoquet *et al.* (1993).

2.1.1 Les modèles géométriques

Fig. II-12



Lorsque la surface foliaire est infiniment petite, la probabilité de trouée P_0 est égale à :

$$P_0 = \exp[-G_\Omega \cdot L / \sin(h)]$$

sinon :

$$P_0 = [1 - S \cdot G_\Omega / \sin(h)]^{L/S}$$

Figure II-12. Probabilité de trouée P_0 en fonction de l'indice de surface foliaire (LAI, $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$) calculée pour une surface foliaire S infiniment petite ($S \rightarrow 0$; loi de Beer-Lambert) et pour des surfaces foliaires non nulles. G_Ω est le coefficient de projection de la surface foliaire sur un plan perpendiculaire à la direction Ω , L est l'indice de surface foliaire (LAI, $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$) et h est l'angle formé entre Ω et l'horizontal. Dans cet exemple, P_0 est calculée pour une surface au sol de 1m^2 avec $G_\Omega / \sin(h) = 0.8$ et S égale à 0.2, 0.5 et 1m^2 .

Les modèles de transfert radiatif les plus simples sont basés sur une représentation du couvert par des formes géométriques simples dont les enveloppes absorbent la totalité du rayonnement incident (Jackson et Palmer 1972). Le rayonnement absorbé est calculé à partir de la surface projetée des éléments du couvert pour un ensemble de directions, en prenant en compte l'auto-ombrage des éléments. Le phénomène de rediffusion de la lumière peut être pris en compte mais il intervient alors à la surface des cylindres représentant les couronnes, et non dans le cylindre où sont les feuilles (Smart 1973).

Ces modèles ont été utilisés à de grandes échelles de temps (par exemple l'année) et d'espace (par exemple la parcelle). Ils impliquent cependant la réécriture des équations pour s'adapter à chaque peuplement et ne rendent pas compte de la porosité des couronnes. De ce fait, ces modèles ont été abandonnés au profit de modèles basés sur le concept de fraction de trouée.

2.1.2 Les modèles basés sur le concept de fraction de trouée

2.1.2.1 Principe général

Dans un vrai milieu turbide (au sens physique), l'atténuation de la lumière suit la loi de Beer-Lambert, c'est-à-dire une atténuation exponentielle en fonction de l'épaisseur du milieu traversé. Monsi et Saeki (1953) ont eu l'idée de représenter le couvert par un milieu trouble, traitant ainsi les éléments de feuillage comme des petites particules qui absorbent et diffusent le rayonnement. L'intérêt de caractériser le couvert par un milieu turbide est d'exprimer la loi en terme probabiliste, i.e. de calculer la probabilité P_0 qu'un rayon de direction connue parvienne au sol sans rencontrer de feuille :

$$P_0 = \exp[-G_\Omega \cdot L / \sin(h)]$$

G_Ω est le coefficient de projection de la surface foliaire sur un plan perpendiculaire à la direction Ω (G_Ω dépend donc de la distribution des angles des feuilles), L est l'indice de surface foliaire (LAI, $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$) et h est l'angle formé entre Ω et l'horizontale. On désigne de ce fait cette approche de « statistique » par opposition à l'approche « géométrique ».

Lorsque les hypothèses sur lesquelles repose ce calcul sont exprimées dans un contexte appliqué aux couverts végétaux, on doit vérifier que (i) la surface des feuilles est infiniment petite et que (ii) les feuilles sont distribuées aléatoirement dans le couvert. Pour la plupart des espèces végétales, la première hypothèse est acceptable (figure II-12). En revanche, la seconde hypothèse est rarement vérifiée. Deux raisons permettent de mieux comprendre la

Fig. II-13

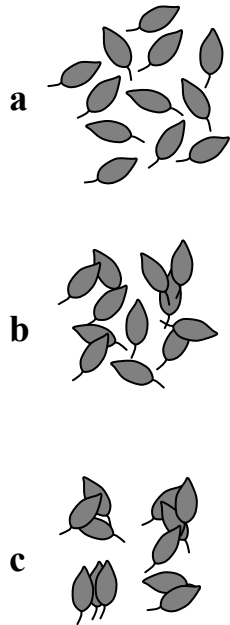


Fig. II-14

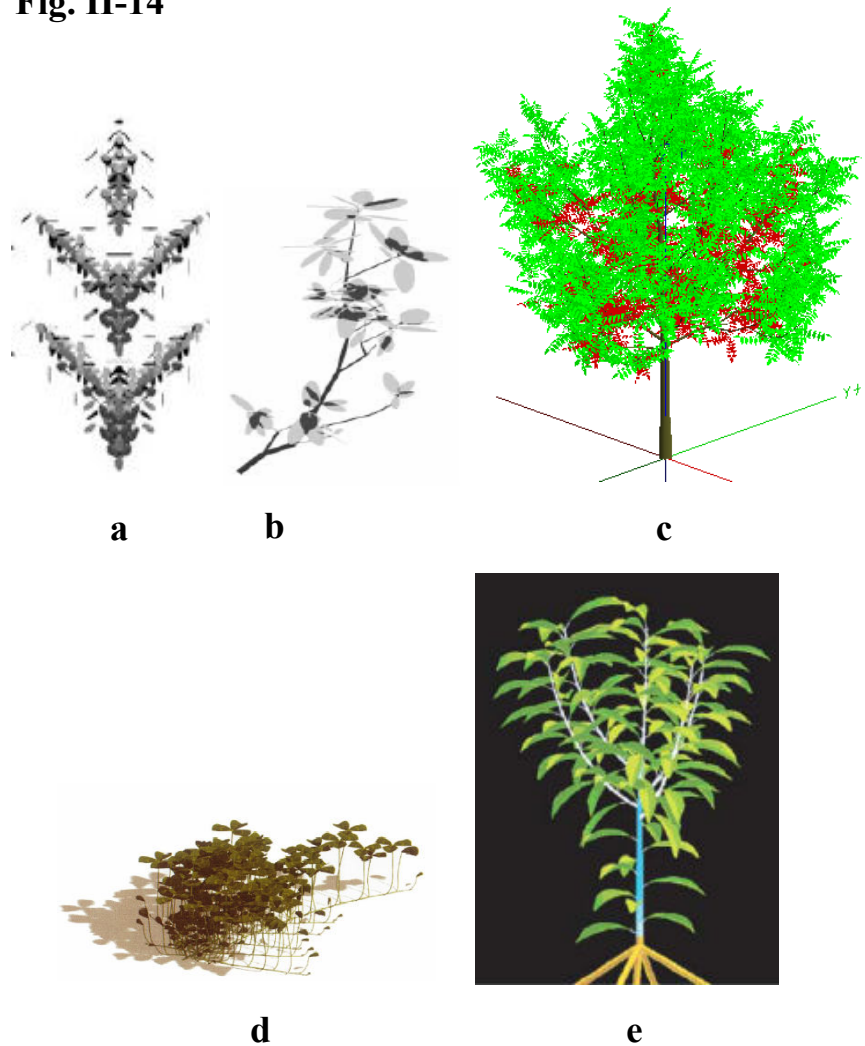


Figure II-13. Représentation schématique d'une dispersion du feuillage régulière (a), aléatoire (b) ou agrégée (c) pour une densité de surface foliaire donnée.

Figure II-14. Représentation de couronnes employées dans des modèles de transfert radiatif. (a) Représentation d'une couronne fractale avec les systèmes de fonctions itérées (Iterated Function Systems, IFS) (d'après Sinoquet *et al.*, 2005). (b) Utilisation de la digitalisation tridimensionnelle pour représenter une branche d'un arbuste du genre *Heteromeles* (Percy *et al.*, 2005) et (c) d'un Noyer hybride (hauteur = 5m). (d) Utilisation de L-Systems pour représenter un couvert de *Trifolium repens* (Gautier *et al.*, 2000) et (e) une couronne de pêcher (Allen *et al.*, 2005).

difficulté de vérifier cette hypothèse : (i) la distribution des feuilles est fonction de la direction de visée et (ii) de l'échelle spatiale à laquelle on se place.

2.1.2.2 Prise en compte de la distribution spatiale des feuilles

Afin de prendre en compte l'agencement des feuilles, un paramètre μ de distribution du feuillage a été introduit (Nilson 1971) :

$$P_0 = \exp[-\mu \cdot G_\Omega \cdot L / \sin(h)]$$

Si $\mu < 1$, on parle de distribution agrégée du feuillage, si $\mu = 1$ on parle de distribution aléatoire du feuillage et de distribution régulière si $\mu > 1$ (figure II-13). Dans la pratique, μ est calé en fonction du rayonnement transmis mesuré expérimentalement. Afin d'améliorer les modèles utilisant ce formalisme, μ est parfois écrit comme une fonction de la direction du rayonnement. En effet, l'agrégation d'une couronne peut fortement varier selon l'angle de visée.

2.1.3 Les modèles basés sur une représentation infographique du couvert

Le développement des techniques informatiques permet de décrire explicitement les entités végétales (entre-nœuds, feuilles, fleurs, etc.) par des primitives tridimensionnelles simples (polygone plan, cône, sphère, etc.) et de positionner ces dernières dans une scène tridimensionnelle pour représenter des plantes virtuelles. En affectant des propriétés optiques (absorbance, réflectance et transmittance) aux éléments représentés, il devient alors possible d'utiliser des représentations infographiques de plantes pour calculer leur bilan radiatif.

Deux types d'approches permettent de générer des plantes virtuelles (figure II-14) : (i) en modélisant l'architecture tridimensionnelle d'un ensemble de plantes à partir de méthodes stochastiques (Whitehead *et al.* 1990 ; de Reffye *et al.* 1991 ; Barczy *et al.* 1997b), fractales (Chen *et al.* 1994) ou L-system (Prusinkiewicz *et al.* 1994) ou (ii) en décrivant précisément la géométrie des plantes *in situ* grâce à la digitalisation 3D, par exemple (Sinoquet et Rivet 1997). Ces représentations de la végétation peuvent être utilisées comme support pour calculer numériquement le rayonnement intercepté par les primitives selon plusieurs techniques informatiques dites de rendu d'images.

La lumière, comme tout phénomène de déplacement, peut se concevoir comme une onde ou comme un flux de particules (i.e. les photons). Les algorithmes de radiosité sont basés sur les

Fig. II-15

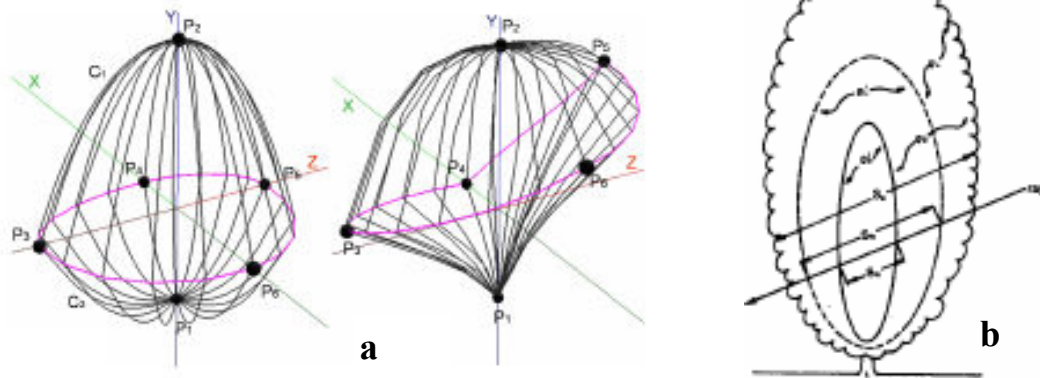


Figure II-15. Représentation de couronnes employées dans des modèles de transfert radiatif. (a) Modèle de Cescatti, 1997. Six points de contrôle et deux paramètres de formes permettent de définir une forme ellipsoïdale asymétrique. Deux exemples sont représentés. Représentations issues de Boudon, 2004. (b) ensemble d'ellipsoïdes emboîtées permettant de rendre compte de l'hétérogénéité verticale de la structure du couvert (Norman et Welles, 1983).

propriétés ondulatoires de la lumière. En revanche, les algorithmes de lancer de rayon (*ray tracing*) sont basés sur l'aspect particulaire de la lumière car ils simulent le trajet des rayons lumineux (voir <http://linuxgraphic.org/section3d/>).

Le principe de la méthode du *lancer de rayon* est de simuler le parcours inverse de la lumière, c'est-à-dire de la scène vers l'œil de l'observateur. Cette technique reproduit les phénomènes physiques de réflexion et de réfraction de la lumière : elle peut donc prendre en compte les rediffusions multiples au sein du couvert. Des rayons sont envoyés sur la scène depuis une direction donnée, en fonction des primitives qu'ils interceptent, ceux-ci sont absorbés, transmis ou réfléchis. L'opération s'arrête lorsque les rayons sont complètement absorbés ou lorsqu'ils quittent la scène. La méthode des *radiosités* consiste à calculer l'éclairage de chaque surface élémentaire d'une scène tridimensionnelle. Chaque surface élémentaire (donc chaque organe) est émetteur et récepteur de lumière. Cette méthode permet de calculer les rediffusions dans le couvert. Etant donné que la radiosité ne permet pas directement de calculer des images, elle est souvent associée au lancer de rayon permettant de créer des images visibles à partir des résultats.

2.2 Limites d'utilisation des modèles

2.2.1 Modèles basés sur le concept de probabilité de trouées

Les modèles basés sur l'approche « milieu turbide » donne des résultats satisfaisants pour des couverts homogènes à l'échelle de la parcelle (Sinoquet *et al.* 1993) et sont à la base de modèles utilisés pour les grandes cultures (Brisson *et al.* 1998, par exemple). Cette approche peut être étendue aux structures hétérogènes, grâce à un découpage du couvert en zone homogène.

Ce découpage peut être réalisé à l'échelle de l'individu : les entités végétales formant le couvert (arbres dans un verger, par exemple) sont alors individualisées par des formes géométriques de section rectangulaire (Yang *et al.* 1990), conique (Oker-Blom et Kellomäki 1983b) ou plus complexe (Cescatti 1997) (figure II-15a).

Ce découpage peut également être réalisée à l'échelle intra-couronne. Afin d'intégrer l'hétérogénéité verticale de la structure du couvert, des modèles multi-couches ont été proposés (Norman et Welles 1983 ; de Pury et Farquhar 1997) (figure II-15b). Grâce à une discrétisation de la couronne d'un arbre en voxels, il devient possible de prendre en compte le phénomène de rediffusion de la lumière en calculant les échanges radiatifs entre cellules

(Gastellu-Etchegorry *et al.* 1996 ; Sinoquet *et al.* 2001). Les modèles tridimensionnels basés sur une approche milieu turbide estiment correctement le rayonnement intercepté par un arbre isolé dans la mesure où la discrétisation en voxels est correctement définie (Sinoquet *et al.* 2005).

Des recherches sont menées actuellement pour identifier les déterminants de l'agencement du feuillage grâce aux outils de la géométrie. A terme, celles-ci devraient permettre de faciliter le paramétrage de ce type de modèle.

2.2.2 Modèles basés sur une représentation infographique du couvert

Les représentations tridimensionnelles de plantes permettent de quantifier l'hétérogénéité des conditions radiatives à l'intérieur des couronnes et ainsi d'avoir accès à un bilan radiatif à une échelle fine. Rey (2003) utilise par exemple des représentations 3D de Tournesol afin d'estimer le rayonnement intercepté par une plante et ses organes au cours de sa croissance. Des approches similaires ont été réalisées sur des espèces dont les dimensions et le degré de ramification reste modeste (*Arabidopsis* : Chenu *et al.* (2005) ; Maïs Fournier et Andrieu (1999).

Cette approche est néanmoins fortement contrainte par la difficulté à collecter les données architecturales et géométriques de la structure ligneuse et du feuillage nécessaires à la construction des plantes virtuelles. Des travaux sont donc menés pour développer des méthodes de mesure et de reconstruction du feuillage efficaces et d'autre part pour évaluer l'importance respective des différents paramètres de structure (Giuliani *et al.* 2005 ; Sonohat *et al.* 2005).

Les travaux portant sur la reconstruction de couronnes virtuelles de grande taille ainsi que leur validation d'un point de vue radiatif restent rares (Casella et Sinoquet 2003 ; Sonohat *et al.* 2005). Les différentes hypothèses simplificatrices utilisées ont généralement été testées globalement, en comparant les propriétés radiatives de la couronne avec des mesures *in situ* ou avec des couronnes digitalisées à l'échelle des feuilles. La contribution de chaque variable de la géométrie du feuillage sur la qualité des couronnes reconstruites a rarement été quantifiée sur des arbres (de Castro et Fetcher 1998 ; Tappeiner et Cernusca 1998).

3 Quels facteurs contrôlent la croissance des pousses ?

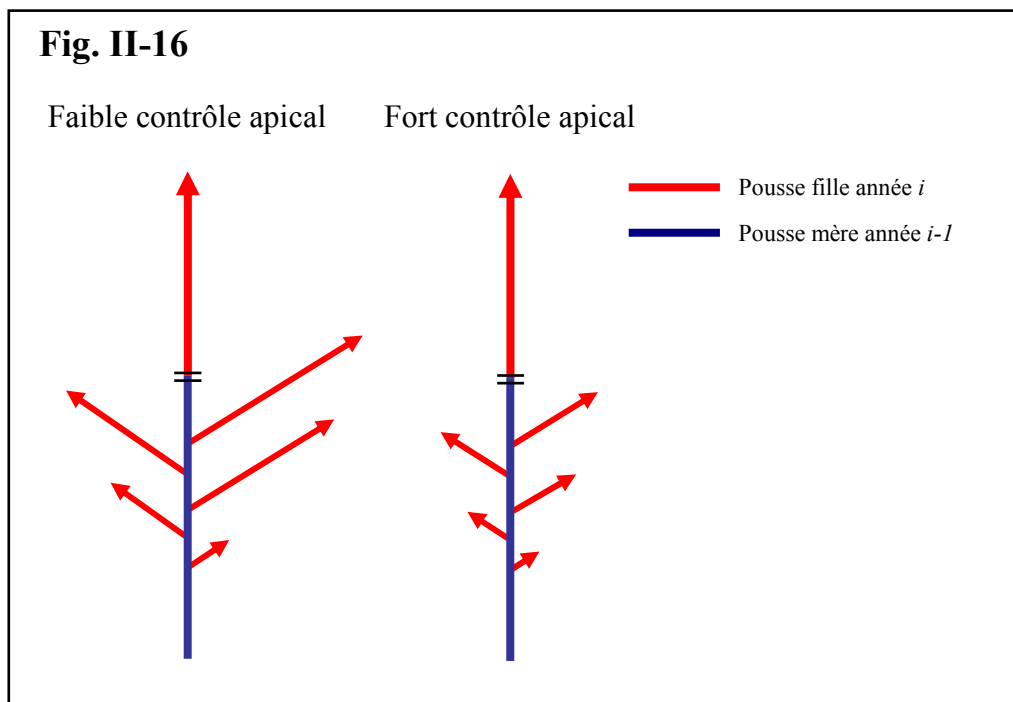


Figure II-16. Illustration de la notion de contrôle apicale.

La croissance des pousses est un processus complexe à étudier car son expression est régulée par de nombreux facteurs souvent fortement corrélés. A travers une présentation de résultats expérimentaux, nous précisons ici les principaux facteurs impliqués dans le contrôle de la croissance des pousses.

3.1 La croissance primaire

L'analyse de la croissance primaire au sein d'une couronne se base le plus souvent sur la longueur totale des PA. Le nombre d'entre-nœuds et le nombre de feuilles portées par PA sont plus rarement détaillés, sauf dans les études prenant en compte explicitement l'architecture et les relations topologiques au sein de la structure ramifiée (Powell 1988 ; Sabatier *et al.* 1998 ; Costes *et al.* 2003). Chez les conifères, la longueur des PA est beaucoup plus facile à mesurer que le nombre de feuilles et que le nombre d'entre-nœuds, ce qui oriente sans doute le choix de la variable mesurée. L'analyse du nombre d'entre-nœuds et de feuilles par PA est cependant nécessaire pour distinguer quantitativement les phénomènes de préformation et de néoformation.

Les caractéristiques morphologiques des entités botaniques dépendent fortement de leur position topologique dans l'architecture de la plante et du stade ontogénique de l'organisme. Sabatier et Barthélémy (1999) ont par exemple montré que la longueur moyenne des PA de jeunes individus de *Cedrus atlantica* diminue pour des ordres de ramification croissants. Chez *Juglans regia*, *J. nigra* et *J. nigra* \times *regia*, l'ordre de ramification et la position de la PA relativement à son porteur permettent d'expliquer une partie de la variabilité de la longueur des PA (Sabatier *et al.* 1998 ; Sabatier 1999). Les gradients morphogénétiques s'expriment chez de nombreux végétaux. Ils sont la manifestation de processus de régulation de la croissance à une échelle plus fine (par exemple via des hormones contrôlant le développement cellulaire).

Chez de nombreuses espèces, les PA latérales sont plus courtes que la PA porteuse. Ainsi, les pousses courtes (en position proximale) se distinguent aisément des pousses longues situées en position terminale. Cette organisation du squelette ligneux est le résultat du contrôle apical, i.e. l'inhibition de la croissance d'une production axillaire par des PA situées en position distale (figure II-16). Wilson (2000) souligne que le concept de contrôle apical regroupe, sous un même nom, des processus de régulations qui peuvent être de natures différentes. Il émet l'hypothèse que les différents processus impliqués dans le contrôle apical agissent sur l'allocation des assimilats et précise que ces hypothèses doivent être testées chez les conifères et les angiospermes, i.e. des espèces où la croissance est prédéterminée (*fixed-growth species*) ou partiellement prédéterminée (*free-growth species*).

La croissance des PA est un processus complexe qui est modulé par des facteurs endogènes et par des facteurs environnementaux. Nous avons signalé que la variabilité de la croissance au sein des structures ramifiées est organisée (notion de gradients morphogénétiques, contrôle apical), et qu'elle a été décrite en relation avec la topologie de la structure ramifiée. Nous allons maintenant préciser à travers quelques résultats expérimentaux quelles sont les variables physiologiques qui exercent un effet sur la croissance des PA.

3.1.1 Le contrôle hormonal

L'hypothèse d'un contrôle hormonal a été proposée initialement par Thimann (1977). Des expérimentations basées sur l'application d'auxine exogène et l'utilisation d'inhibiteur du transport de cette hormone ont montré que celle-ci est impliquée dans le contrôle apical (Cline 1997). Cependant, ce résultat ne se vérifie pas chez certaines espèces, par exemple chez *Pinus strobus* (Wilson 1981). Les cytokinines (stimulant la division cellulaire) et les gibbérellines agissent sur l'allongement des tiges mais peu de preuves expérimentales de leur action *in vivo* sont rapportées (Cline et Dong-Il 2002).

Les études réalisées sur le contrôle hormonal chez *Juglans* sp. ont été menées sur du matériel végétal à des stades de développement très précoces. Plusieurs études ont permis, par exemple, de préciser le rôle des hormones dans le contrôle de l'embryogenèse (Lucas et Cornu, 1996) et de la rhizogenèse (Jay-Allemand *et al.*, 1991). En revanche aucun travaux, à notre connaissance, ne se sont attachés à analyser et quantifier l'action *in vivo* des hormones végétales sur la croissance végétative de Noyer adultes.

3.1.2 L'architecture hydraulique

Une autre hypothèse permettant d'expliquer une forte variabilité de la croissance des PA est la diminution relative du transfert d'eau et d'éléments minéraux au sein de la plante. En effet, la croissance cellulaire est contrôlée, d'un point de vue biophysique, par la pression de turgescence, la perméabilité membranaire à l'eau et les propriétés mécaniques des parois. Or l'expérience montre que cette croissance est sensible à de faibles variations de potentiels hydriques dans la plante, « et est comparable aux variations de pressions hydrostatiques dans le xylème induites par l'architecture hydraulique de la plante » (Cochard 2002). La croissance des méristèmes peut donc être potentiellement régulée par l'architecture hydraulique, i.e. l'organisation de la conductance hydraulique du xylème dans la plante.

L'hypothèse d'une diminution relative du transfert d'eau et d'éléments minéraux au niveau des pousses latérales a été confirmée très tôt par des études de conductance hydraulique. En effet, Zimmermann (1978) a constaté que la conductivité hydraulique de l'axe principal chez les arbres est supérieure à celle des systèmes ramifiés latéraux. Le résultat de ce goulot d'étranglement est que la croissance des systèmes ramifiés latéraux s'arrête avant celle de l'axe principal.

Plus récemment, l'analyse de l'architecture hydraulique du Hêtre a montré une forte corrélation entre le nombre de primordia foliaires dans le bourgeon et la résistance hydraulique du xylème alimentant le bourgeon (Cochard *et al.* 2005). Or le nombre de primordia détermine non seulement le nombre de feuilles, mais aussi la morphologie de la pousse (pousse courte, pousse longue). Ces auteurs en déduisent la séquence de développement suivante : « [...] au cours de l'année i , la mise en place des ébauches foliaires est corrélée à la croissance secondaire des pousses ; l'année $i+1$, la croissance primaire des pousses est corrélée au nombre d'ébauches foliaires. Le type d'axe et le nombre de feuilles mis en place une année sont donc corrélés aux conditions de croissance de l'année précédente. » (Cochard 2002). Etudier l'architecture hydraulique implique de découpler expérimentalement les paramètres hydrauliques des paramètres carbonés. La difficulté à mettre en place des protocoles expérimentaux adéquats explique sans doute que le nombre d'études expérimentales sur l'architecture hydraulique reste peu important.

3.1.3 Le bilan carboné et l'activité photosynthétique

À travers la modulation de la photosynthèse, la lumière joue un rôle majeur sur la croissance et le développement de la couronne. L'ombrage total de la couronne diminue la croissance totale et modifie le ratio racines/pousses (Tognetti *et al.* 1998). Collet *et al.* (2001) ont montré que l'ombrage de la couronne chez le Hêtre affecte plus fortement la croissance secondaire que la croissance primaire.

La notion d'offre et de demande en carbone est souvent discutée en termes de source (les organes qui assimilent le carbone) et de puits (les organes qui consomment du carbone). Le bilan de carbone est dit « équilibré » lorsque la quantité de carbone assimilée est égale à la quantité consommée. Une réduction de la croissance des organes est prévisible lorsque la demande en carbone est supérieure à l'offre (Lescourret *et al.* 1998). Dans le cas contraire, une diminution de l'assimilation des organes sources a été mise en évidence, et interprétée en terme de régulation du fonctionnement des puits vers les sources (Foyer 1988 ; Franck 2005).

La demande de carbone est principalement régulée par la température qui module le taux de croissance et de respiration des organes (Granier et Tardieu 1998). L'offre, quant à elle, est régulée par l'activité photosynthétique qui dépend principalement de l'éclairement et de la concentration en CO₂ dans le mésophylle (Farquhar *et al.* 1980). Cette dernière variable est contrôlée par la conductance stomatique qui dépend de plusieurs variables météorologiques : l'éclairement, la température de l'air, l'humidité relative de l'air, le déficit de pression de vapeur de l'air et la concentration en CO₂ de l'air.

Au sein de la couronne des arbres, les conditions locales d'éclairement peuvent être très variables entre les pousses feuillées ; on peut donc s'attendre à ce que cette variabilité de la disponibilité en lumière explique en partie la variabilité de la croissance des pousses. Ceci suppose que l'effet local de la lumière sur la photosynthèse n'est pas compensé par l'échange d'assimilats entre les différentes parties de la couronne plus ou moins éclairées. Ce concept est appelé « concept d'autonomie des branches » et a été évoqué comme un mécanisme permettant d'expliquer la variabilité de la croissance et du taux de survie des pousses en fonction de leur accès à la lumière (Sprugel *et al.* 1991). Il stipule que chaque pousse est autonome vis à vis du carbone, i.e. chaque pousse n'importe pas de ressources carbonées. L'idée d'autonomie des branches repose sur une conception modulaire de la croissance des végétaux : la plante est représentée comme un ensemble de modules dont on peut décrire la dynamique (apparition, mort) et dont la croissance est déterminée par l'environnement proche (Harper et Bell 1979 ; Harper *et al.* 1986).

Bien que remis en cause (Sprugel 2002), le concept d'autonomie des branches est séduisant car il permet de justifier l'hypothèse selon laquelle le nombre et la longueur des pousses filles dépendent des entrées de carbone dans la pousse mère. Il permet de s'affranchir de la difficulté à déterminer l'ensemble des facteurs et des interactions supposées permettant d'expliquer la variabilité de la croissance des pousses. Aussi, de nombreux modèles de croissance des arbres utilisent le concept d'autonomie des branches pour modéliser la croissance des pousses (Ford *et al.* 1990 ; Takenaka 1994b ; Kellomäki et Strandman 1995).

Des travaux récents (Lacointe *et al.* 2004) réalisés sur de jeunes individus de *Juglans regia* ont démontré expérimentalement que l'autonomie des branches vis-à-vis du carbone varie fortement au cours de la saison de végétation. Les échanges de carbone sont quasi nuls à la fin de la croissance estivale (septembre) et augmentent durant l'hiver. Ils deviennent très importants au printemps si bien que l'on ne peut plus parler d'autonomie des branches vis-à-vis du carbone.

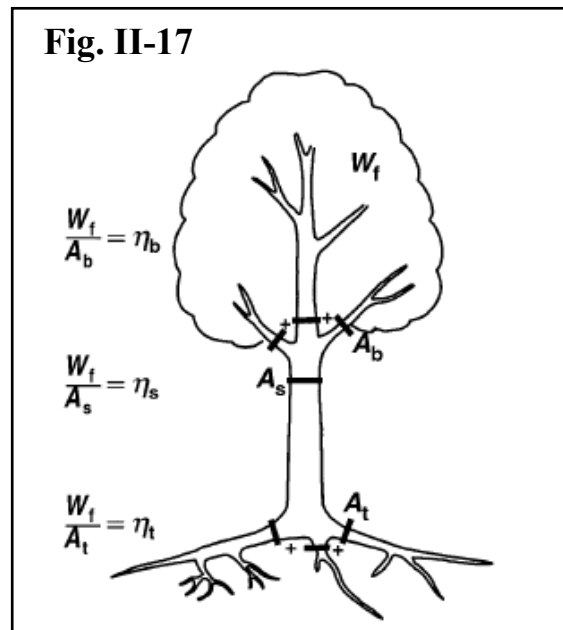


Figure II-17. Illustration de l'hypothèse du « pipe model » (d'après Mäkelä, 1997, redessiné selon Lacointe, 2000). A plusieurs niveau i au sein d'un arbre, la section totale A_i est proportionnelle à la biomasse totale de la couronne W_f . Les indices b , s et t se rapporte aux branches à la base des feuilles, à la base de la couronne et aux racines principales de la souche.

3.1.4 Variabilité climatique inter-annuelle et croissance des pousses annuelles

En région méditerranéenne, le stress hydrique est souvent considéré comme le principal facteur limitant la croissance des PA (Mutke *et al.* 2003). Toutefois, un stress hydrique sera d'autant plus préjudiciable à la croissance des PA s'il est associé à un stress thermique. Par ailleurs, les conséquences d'un stress hydrique dépendent de la période durant laquelle il intervient. Il faut distinguer deux périodes critiques durant lesquelles un stress hydrique peut être préjudiciable : la période correspondant à l'allongement et celle correspondant à l'organogenèse. Si un stress hydrique est subi pendant la période d'allongement, il est susceptible d'affecter la croissance de l'année en cours. En revanche, s'il est subi au cours de la période d'organogenèse, i.e. période pendant laquelle les pièces préformées sont déterminées, les conséquences du stress influenceront la croissance des PA l'année suivante.

Prendre en compte des variables climatiques dans l'analyse et la modélisation de la croissance des PA soulève plusieurs problèmes. Tout d'abord, un problème de changement d'échelle (Véra 2004) : le pas de temps des données de croissance est annuel alors qu'il est nécessaire de considérer les données climatiques à un pas de temps journalier, voire plus court. En effet, une moyenne mensuelle des précipitations peut ne pas rendre compte d'un épisode de sécheresse suivi d'une pluie. Par ailleurs, lorsque le nombre de variables explicatives est élevé, les techniques de statistiques exploratoires se basent sur des analyses multivariées, telles que les analyses en composantes principales. Or ces outils sont inadaptés dans notre cas car la croissance des plantes pérennes est sensible aux cumuls des effets climatiques.

Au moins deux alternatives possibles existent pour prendre en compte les effets climatiques sur la croissance. Si l'on dispose d'un jeu de données climatiques et botaniques suffisant (plusieurs années de mesures) et d'une connaissance des conséquences des stress climatiques sur la croissance des PA, il est alors envisageable d'utiliser un modèle bioclimatique (Véra 2004). Ce modèle consiste en la formalisation des effets climatiques (considérés au pas de temps journalier) sur la croissance des PA (considérés au pas de temps annuel).

Si cela n'est pas possible, l'analyse des effets des variables climatiques sur la croissance peut être analysé sous la forme d'une variabilité inter-annuelle (par exemple, Mutke *et al.* 2005). On fait donc l'hypothèse que la variabilité inter-annuelle de la croissance des PA est liée à la variabilité inter-annuelle des facteurs climatiques (ce qui semble une hypothèse raisonnable). Par ailleurs, les effets des différentes variables climatiques sur la croissance ne sont pas distingués.

Fig. II-18

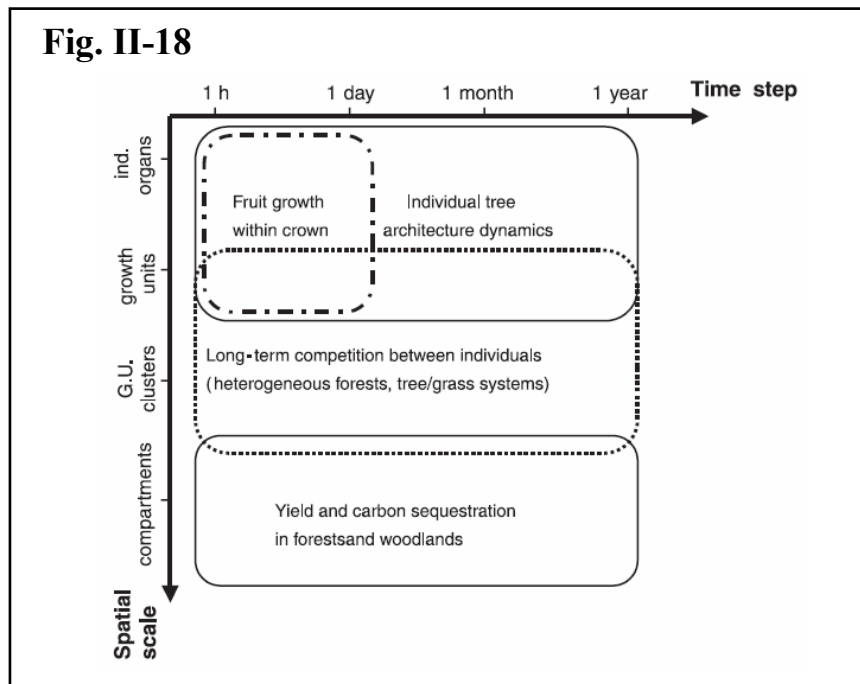


Figure II-18. Position, dans un repère espace-temps, d'un ensemble d'objectifs des modèles de croissance individuels basés sur le fonctionnement carboné. D'après Le Roux *et al.*, 2001.

3.2 La croissance secondaire

Proposée par Shinozaki *et al.* (1964), l'approche tubulaire (« pipe model ») compare un arbre à un ensemble de tubes, chaque tube permettant d'alimenter une surface foliaire donnée (figure II-17). Le principe du « pipe model » repose sur l'hypothèse que la section d'aubier (i.e. de tissus conducteur) et la biomasse foliaire (ou la surface foliaire qu'elle porte) varient proportionnellement.

Cette hypothèse a été utilisée à de nombreuses reprises afin de modéliser la croissance (Mäkelä 1986 ; Chiba 1990 ; 1991 ; Mäkelä 1997) et les flux d'eau dans les plantes (Ewers et Zimmerman 1984). Bien que séduisante du point de vue de la modélisation, cette hypothèse est parfois mise en défaut. En effet, plusieurs auteurs ont montré que le ratio entre la biomasse foliaire (ou la surface foliaire) et la section de tissus conducteurs n'est pas toujours constant (Mäkelä *et al.* 1995 ; Mencuccini et Grace 1995) ; il dépend notamment des conditions climatiques.

Afin d'analyser les mécanismes sous-jacents à cette hypothèse, Sone *et al.* (2005) ont analysé le rôle de la lumière, de l'allocation des assimilats et de l'hétérogénéité de la croissance des pousses annuelles chez deux espèces du genre *Acer*. Leurs résultats montrent que l'hypothèse du « pipe model » est vérifiée : (i) la section des branches était proportionnelle à la biomasse foliaire et la surface foliaire de la branche et (ii) la somme de la section des branches filles au-dessus d'un nœud était égale à la section de la branche mère. En revanche, ils montrent que l'hypothèse est fautive lorsque l'on étudie la croissance de l'année, i.e. lorsque l'on considère l'accroissement annuel de la surface de tissu conducteur. Ils montrent également que l'accroissement annuel de la surface de tissu conducteur rapporté à la surface foliaire portée dépend de l'éclairement relatif et de la longueur moyenne des pousses. Ils en déduisent que l'offre et la demande en assimilats contrôlent l'accroissement en diamètre des pousses.

3.3 Conclusions

Les études sur l'architecture hydraulique des arbres suggèrent qu'il existe un lien fonctionnel entre les pousses et le développement de la couronne, contrairement à ce qui est postulé dans le concept d'autonomie des branches. Par ailleurs, des études telles que celle de Suzuki (2002) montrent que la croissance des pousses dépend à la fois de leur position architecturale (dans cette étude, il s'agit de l'ordre de ramification) et de la disponibilité en lumière. Ces éléments montrent que les processus qui contrôlent la croissance des pousses sont multiples et qu'ils doivent être considérés simultanément pour expliquer la variabilité observée dans une couronne.

4 Modélisation de la croissance de la structure aérienne d'une plante

La formalisation de la croissance de la structure ligneuse aérienne a donné lieu à un grand nombre de modèles, que ce soit pour les plantes annuelles ou pérennes. Dans cette partie, nous présentons le contexte scientifique dans lequel ces modèles se sont développés, en se restreignant aux applications sur des plantes pérennes. Puis, différentes formalisations de la croissance individuelle des pousses annuelles sont détaillées à travers plusieurs modèles (figure II-18).

4.1 Contexte scientifique

Les modèles basés sur des processus physiologiques qui rendent compte du métabolisme et de la croissance en terme de flux de masse sont appelés modèle à base fonctionnelle (process-based model, PBM). Une force et une faiblesse des PBM est de s'appuyer sur une représentation très simplifiée de la structure des arbres : la structure ligneuse est représentée par un nombre limité de variables et le feuillage n'est pris en compte qu'à travers sa biomasse. Le terme de modèle « big leaf » souvent employé rend compte de la simplification de la représentation du feuillage.

Du fait que la formalisation des processus physiologiques reste relativement simple, les PBM peuvent être utilisés à l'échelle de la région (Aber et Federer 1992), du peuplement (Luan *et al.* 1996 ; Friend *et al.* 1997 ; Valentine *et al.* 1997), de la canopée (Wang et Jarvis 1990) et de l'arbre (Lakso et Johnson 1990 ; Grossman et Dejong 1994). Les PBM s'appuient sur l'estimation des flux de carbone dans l'arbre. La croissance est calculée à partir du bilan carboné (prenant en compte la photosynthèse, la respiration et l'allocation des assimilats) et des facteurs qui le modulent.

De ce fait, ces modèles sont adaptés à la prédiction, par exemple, des effets possibles de modifications climatiques (température, teneur en CO₂) sur la croissance. Cependant, dans la mesure où ils ne rendent pas compte de l'organisation spatiale des éléments composant la couronne, les PBM ne sont pas adaptés à l'étude de la structure de la couronne et des interactions plante-environnement à une échelle fine.

4.1.1 Intégration de la morphologie et du fonctionnement des plantes

Plus récemment, la formalisation des connaissances de la morphologie de l'arbre et des mécanismes physiologiques de la croissance est à l'origine des modèles structure-fonction (Fonctional Structural Plant Model, FSPM). L'objectif des FSPM est de mieux comprendre les interactions complexes entre l'architecture des plantes et les processus physiques et biologiques qui modulent la croissance à plusieurs échelles spatiales et temporelles (Godin et Sinoquet 2005). Les FSPM représentent le développement de la couronne par des processus à l'échelle de la pousse. La morphologie des pousses à l'intérieur de la couronne dépend de variables telles que la position dans la couronne et la disponibilité en lumière (Gavrikov et Sekretenko 1996 ; Sievänen *et al.* 2000 ; Niinemets et Lukjanova 2003).

4.1.2 Conséquences et problèmes soulevés

L'utilisation croissante de FSPM a fait émerger les points suivants (Godin et Sinoquet 2005) :

- Les FSPM sont généralement associés à des représentations tridimensionnelles, et l'architecture des plantes est décrite comme un ensemble de composants connectés entre eux.
- Les FSPM prennent en compte la distribution spatiale des processus biologiques et environnementaux.
- Les FSPM intègrent les processus pour des échelles croissantes de représentation, le plus souvent de l'organe à la plante.
- Traiter un grand nombre de composants et de processus en interactions implique l'utilisation de méthodes informatiques adéquates.

4.1.3 Formalisation de la croissance individuelle des pousses annuelles

Les modèles simulant la croissance de couronne d'arbres sont de plus en plus nombreux. La pousse est généralement l'unité de base choisie pour modéliser la croissance (Remphrey et Powell 1984 ; Takenaka 1994b ; Kellomäki et Strandman 1995 ; Perttunen *et al.* 1996 ; Perttunen *et al.* 1998 ; Balandier *et al.* 2000). Des modèles à l'échelle du bourgeon (Maillette 1982) ou du métamère (de Reffye et Hu 2003) ont été également proposés.

La modélisation de la croissance des PA implique de quantifier leur dynamique de développement (nombre et longueur), la mortalité des PA et éventuellement la durée de vie des feuilles. Les méthodes utilisées pour calculer la longueur des PA de l'année i à partir de l'année $i-1$ ont été, dans un premier temps, des méthodes empiriques. Elles sont soit

indépendantes de l'environnement lumineux, soit prennent en compte l'environnement lumineux local (Koike 1989 ; Ford et Ford 1990 ; Takenaka 1994b).

La distribution de la longueur des pousses peut également être analysée par classe, en distinguant les pousses courtes et les pousses longues. Koike (1989) calcule l'évolution de la distribution de la longueur des pousses grâce à une matrice de transition. Celle-ci est réalisée à partir des pousses mesurées dans différentes conditions d'éclairement incident.

Parmi les modèles qui décrivent les processus de croissance de façon mécaniste, la croissance (primaire et secondaire) des pousses est généralement pilotée par le bilan carboné calculé à une échelle locale. Le module de croissance est soit indissociable du module d'allocation des ressources (Takenaka 1994b ; Kellomäki et Strandman 1995 ; Perttunen *et al.* 1996), soit distinct de celui-ci (Balandier *et al.* 2000). La représentation de l'allocation du carbone et des effets de l'architecture sur la croissance, la dynamique des réserves et la représentation du fonctionnement racinaire sont les trois points faibles des modèles de croissance d'arbres basés sur le fonctionnement carboné (Le Roux *et al.* 2001).

Par ailleurs, une des difficultés qui se pose lorsque l'on cherche à formaliser la croissance des pousses en fonction de plusieurs variables est de disposer de jeux de données adéquats pour valider le modèle proposé. Prenons un exemple : si l'on cherche à rendre compte de l'architecture hydraulique et de la disponibilité en lumière sur la croissance des pousses, l'une des difficultés sera de définir et mesurer ces variables, par exemple la conductivité hydraulique et le rayonnement photosynthétique actif. En pratique, mesurer simultanément ces deux variables pour un échantillon de pousses pose des problèmes techniques.

Afin d'étudier l'effet de la position des pousses et de décrire la position des pousses à l'intérieur d'une couronne d'une manière « fonctionnelle », Goulet et ses co-auteurs ont développé un indice de vigueur (Vigour Index, VI). La méthode de calcul a été développée par Goulet *et al.* (2000) sur des feuillus (Erable à sucre et Bouleau jaune). Ce ratio compare, depuis la base de l'arbre jusqu'à la pousse étudiée, le diamètre des axes au niveau de chaque ramification. VI est construit de telle sorte que sa valeur diminue lorsque l'ordre de ramification augmente. La pousse terminale du tronc a une valeur de 1. VI rend donc compte de la diminution de la section des pousses (que l'on peut supposer être proportionnelle à la conductance hydraulique) et de l'ordre de ramification.

Couplé avec la disponibilité en lumière, VI permet d'expliquer entre 62 et 57% de la variabilité de la longueur des pousses de l'Erable à sucre et du Bouleau jaune (Goulet *et al.* 2000). Par ailleurs, Nikinmaa *et al.* (2003) ont démontré l'intérêt de VI pour simuler l'architecture de la couronne de jeunes Pins sylvestres. En effet, ils ont montré que la

croissance relative des pousses peut s'écrire comme le produit d'un indice de vigueur, d'un paramètre représentant l'effet de dominance apicale et du rayonnement moyen intercepté par les pousses.

5 Conclusions et problématique de l'étude

Au cours de cette synthèse bibliographique, nous avons montré que l'analyse de l'architecture des arbres met en évidence une variabilité structurée des caractéristiques des entités botaniques (Barthélémy 2003). A un stade ontogénique donné, ces caractéristiques dépendent fortement de leur position topologique dans l'architecture de l'individu étudié, se traduisant par l'expression de gradients morphogénétiques.

Chez les espèces ligneuses, la plasticité morphologique des entités peut être observée au niveau des modules qui les constituent (de Kroon *et al.* 2005) : métamères, unités de croissance et/ou pousses annuelles. La variabilité de la croissance de ces entités reflète leur réponse aux conditions microclimatiques locales ainsi que les effets liés à l'intégration de ces dernières. Les résultats des récents travaux portant sur l'analyse de la variabilité de la croissance des pousses annuelles au sein d'une couronne mettent en évidence la nécessité de considérer conjointement (i) la position des pousses annuelles dans l'architecture et (ii) les conditions microclimatiques locales. Par ailleurs, nous avons montré que chez les plantes pérennes, prendre en compte de effets inter-annuels permet de mieux comprendre la variabilité de la croissance.

Afin de se placer dans des conditions favorables pour observer des effets sur la croissance des facteurs architecturaux et environnementaux, il est préférable d'utiliser un matériel végétal qui offre une forte variabilité de ces deux facteurs. De ce fait, la probabilité de mettre en évidence ces effets sur la croissance est plus importante chez des individus ayant atteint un stade avancé de développement de leur couronne, c'est-à-dire des arbres pour lesquels les différentes catégories d'axes se sont exprimées.

Par ailleurs, nous avons montrés durant cette étude bibliographique que l'analyse du développement de la couronne implique une échelle de description fine (par exemple à l'échelle des pousses annuelles). La modélisation tridimensionnelle offre des outils précieux permettant d'analyser l'architecture des couronnes à cette échelle, et calculer des variables écophysiologiques difficiles à mesurer *in situ*.

Cependant, la reconstruction de plantes tridimensionnelles de grande taille à une échelle fine implique d'analyser l'impact sur l'interception de la lumière de variables nécessaires à la

reconstruction de plantes virtuelles mais dont la mesure nécessite un travail long et difficile qui rend indispensable l'utilisation de méthodes d'extrapolation. Cette problématique est abordée dans le chapitre 4.

Les plantes virtuelles simulées peuvent ensuite servir de support pour analyser la croissance en fonction de l'architecture et du climat radiatif local. Grâce à ces reconstructions, nous avons testé si des effets inter-annuels permettent de rendre compte de la variabilité de la croissance des pousses annuelles ou encore de tester la pertinence d'un indice de vigueur dans l'objectif d'améliorer la simulation de la croissance. Cette problématique est abordée dans le chapitre 5.

Les méthodes communes à ces deux chapitres sont tout d'abord présentées dans le chapitre 3.

Chapitre 3 : Matériel biologique et méthodologie générale

L'objectif de cette partie est d'exposer le principe général des méthodes utilisées pour décrire l'architecture des arbres étudiés ainsi que pour effectuer un bilan radiatif à partir des plantes virtuelles. Les mesures communes à l'ensemble des arbres étudiés sont décrites dans ce chapitre. En revanche, les mesures réalisées et exploitées spécifiquement dans le cadre des chapitres 4 et 5 sont détaillées dans ces derniers. Notons également que les méthodes d'analyses statistiques sont présentées dans les chapitres qui les concernent.

Ce chapitre se compose de quatre parties. Après avoir présenté (i) le site d'étude et le matériel biologique utilisé, (ii) les méthodes de description et de mesure de l'architecture des plantes à l'aide du logiciel AMAPmod sont précisées. (iii) Puis, le principe des modèles de transferts radiatifs de la plateforme Archimed est détaillé. (iv) Enfin, les modules informatiques développés spécifiquement dans le cadre de cette thèse sont présentés succinctement.

1 Présentation du site d'étude et du matériel biologique

1.1 Le site expérimental

Le terrain d'expérimentation se situe sur le domaine de Restinclières (43°42' N, 3°51' E, 54 m d'altitude, Prades-le-Lez, Hérault, France). Ce domaine comprend 53 hectares de plantations agroforestières expérimentales. La plantation de Noyers hybrides étudiée occupe une surface totale de 12.5 hectares. Elle est composée de deux parcelles forestières « témoin » (avec un espacement entre les arbres de 7 m × 7 m) et de trois parcelles agroforestières (avec un espacement entre les arbres de 13 m × 4 m). Tous les arbres ont été plantés au mois de février 1995 alors qu'ils étaient âgés de 1 an. La culture intercalaire suit une rotation à base de Blé dur et de Colza (ce dernier ayant été cultivé en 1998 et 2001 uniquement).

Le climat est de type méditerranéen sub-humide, la température moyenne annuelle est de 14.5°C et les précipitations moyennes annuelles sont de 951 mm, pour les années 1996 à 2003. Les précipitations présentent de fortes variations inter-annuelles. Notons également que le cumul des précipitations est faible durant la période de croissance des arbres. Cette particularité est détaillée dans le chapitre 5. Le déficit hydrique est important entre le mois de mars et le mois d'août : au cours des années 1996 à 2003, les précipitations moyennes ont été de 183 mm tandis que l'ETP atteignait en moyenne 587 mm.

Les parcelles étudiées sont constituées d'un sol formé d'alluvions récentes du Lez. Le sol est profond, de texture argilo-limoneuse, et contient moins de 10% de cailloux (Dupraz *et al.* 1999). La proximité du Lez explique l'existence d'une nappe dans ces deux parcelles. Des mesures de la hauteur du niveau de la nappe d'eau dans la parcelle forestière indiquent de

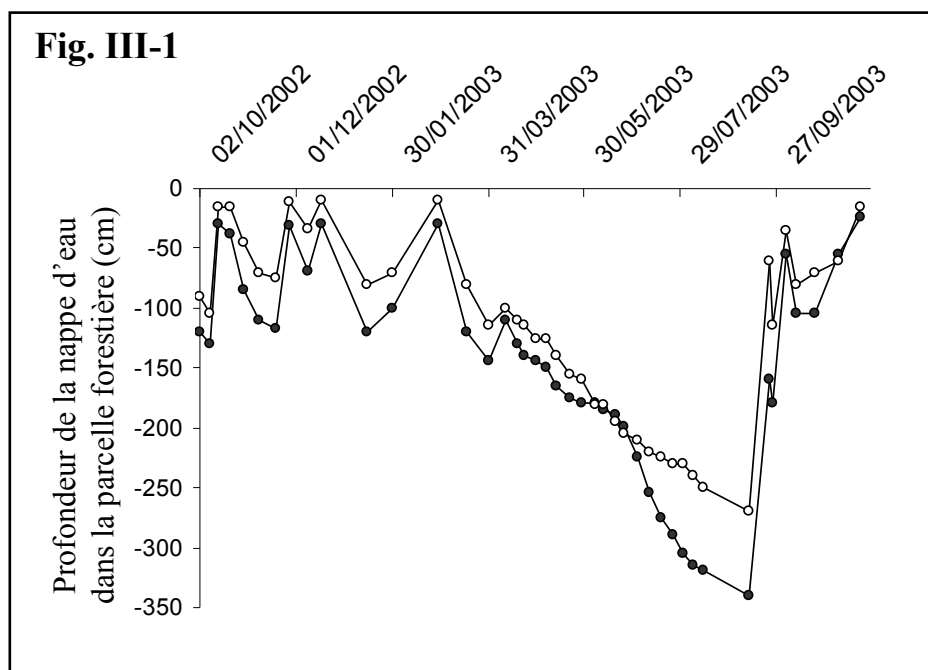


Figure III-1 : Profondeur de la nappe d'eau au cours de l'année 2003 dans la parcelle forestière. Les deux séries de valeurs ont été mesurées grâce à un piézomètre et correspondent à deux points de mesures distincts. Données fournies par Christian Dupraz et Lydie Dufour (Inra Montpellier).

fortes variations (de 10 cm à 340 cm de profondeur) de la profondeur de la nappe au cours de l'année (figure III-1). Dans cette parcelle forestière, aucune racine de Noyer hybride n'a été observée en dessous de 2 m de profondeur et presque la moitié des racines fines sont observées dans les 20 premiers centimètres du sol (Mulia 2005). Mulia a également observé que le profil racinaire des Noyers de la parcelle agroforestière est différent : la distribution des racines est presque uniforme depuis la surface du sol jusqu'à 3 m de profondeur qui est la profondeur maximale des mesures réalisées.

1.2 Matériel biologique utilisé

1.2.1 Caractères généraux de la famille des Juglandaceae

La famille des Juglandaceae regroupe 7 genres et 59 espèces (Mabberley 1987). L'aire d'origine de la famille s'étend sur les continents américain et asiatique jusqu'à la latitude 45° de l'hémisphère nord. Vers le sud, elle s'étend jusqu'en Indonésie et dans les Andes. La famille est connue pour les fruits comestibles que produisent les arbres (noix : *Juglans regia* ; noix de pécan : *Carya illinoensis*) ainsi que pour son bois précieux (*Juglans ssp* et *Carya ssp*, : Heywood (1993)).

1.2.2 Autécologie du génotype étudié

Depuis 1970 environ, les forestiers se sont intéressés à la sélection de Noyers hybrides interspécifiques. De par leur forte croissance, leur bonne adaptabilité au milieu, leur résistance à certaines maladies cryptogamiques et aux virus, les Noyers hybrides interspécifiques entre *J. nigra* et *J. regia* présentent un fort intérêt comme porte-greffe et comme essence forestière (Becquey 1997). Ils présentent également de meilleures caractéristiques que *J. regia* en terme de qualité et quantité du bois produit (Fady *et al.* 2003).

J. nigra × *regia* a des exigences écologiques proches de ses parents (Becquey 1997), i.e. il requiert un climat doux. Les gelées printanières tardives et les gelées automnales précoces sont à l'origine des dégâts les plus couramment observés dans les plantations de cette espèce et de *J. regia* (Fady *et al.* 2003). Ces dégâts peuvent se traduire, selon l'intensité du stress, par la perte du contrôle apicale ou la mort de l'arbre.

Fig. III-2

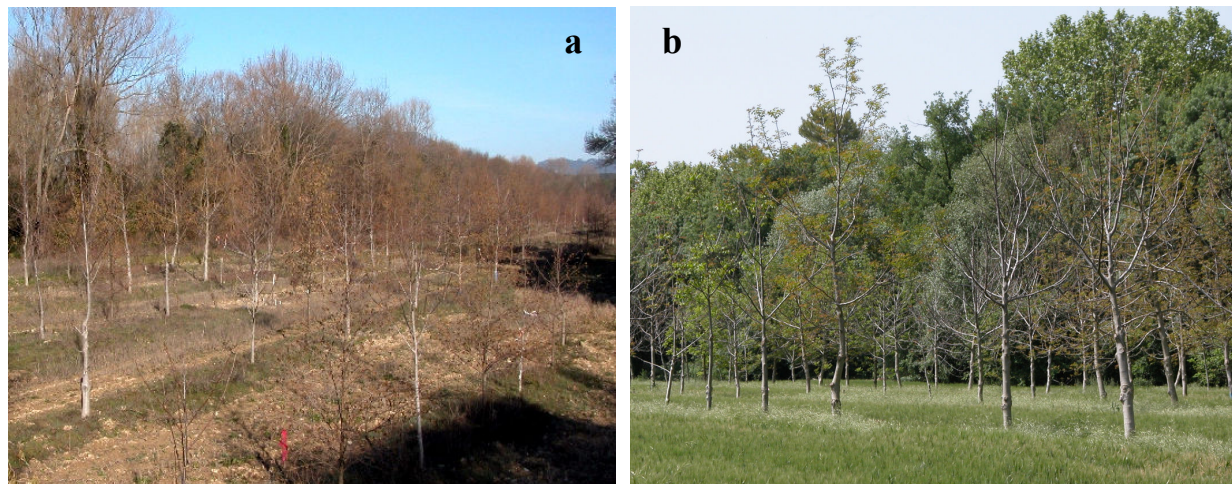


Tableau III-1. Caractéristiques des arbres étudiés et des parcelles sur lesquels ils sont situés. Dans le chapitre 4, la couronne notée C1 correspond à l'individu 36-10 en 2001, la couronne notée C2 correspond à l'individu 33-11 en 2003 et la couronne notée C3 correspond à l'individu 16-2 en 2003. Dans le chapitre 5, l'individu étudié au cours des années 2001, 2002 et 2003 est le Noyer 33-11.

Identifiant de l'arbre	Parcelle	Date de plantation	Années de mesure
36-10	forestière (A3)	février 1995	2001
33-11	forestière (A3)	février 1995	2001, 2002, 2003
16-2	agroforestière (A4)	février 1995	2003

Figure III-2. Site de l'étude : Photographie de la parcelle forestière A3 (février 2004) (a) et de la parcelle agroforestière A4 (mai 2003) (b) du domaine expérimental de Restinclières (Hérault, France).

J. nigra × *regia* est héliophile et se développe sur des sols à pH basique à légèrement acide. Il est également mésohygrophile (Rameau *et al.* 1989) et une bonne alimentation en eau pendant la période de végétation lui est nécessaire.

1.2.3 Choix des individus

Les Noyers hybrides étudiés sont situés dans deux parcelles adjacentes (forestière dite A4 et agroforestière dite A3) et les lignes d'arbres sont orientées selon un axe Nord-Sud (figure III-2). Les Noyers du témoin forestier ont une hauteur moyenne plus faible que ceux de la parcelle agroforestière. Le déficit en azote est souvent présenté comme facteur explicatif d'une faible croissance, mais souvent ce déficit est lié à un stress hydrique qui empêche de mobiliser l'azote du sol (Christian Dupraz, Inra Montpellier, com. pers.). Ces deux stress étant liés, les causalités sont difficiles à déterminer.

Les trois couronnes qui sont décrites dans le chapitre III-4 sont celles des individus 36-10² et 33-11 de la parcelle forestière, ainsi que l'individu 16-2 de la parcelle agroforestière. Dans l'étude menée dans ce chapitre, nous avons souhaité choisir trois couronnes de taille et de forme variable. Ceci explique que les trois arbres n'appartiennent pas à la même parcelle et que les trois couronnes choisies n'ont pas été décrites la même année (tableau III-1).

Dans le chapitre 5, nous avons analysé la variabilité de la croissance des pousses annuelles en fonction de leur position dans la couronne et de la disponibilité en lumière. Afin de caractériser d'éventuels effets inter-annuels, un Noyer hybride a été mesuré au cours de trois années successives. L'individu retenu est le Noyer 33-11 de la parcelle forestière (tableau III-1). Cet arbre a des dimensions représentatives de la parcelle à laquelle il appartient.

2 Méthodes de description et mesure de l'architecture des arbres étudiés

Afin d'analyser l'architecture des Noyers hybrides étudiés et de construire des représentations tridimensionnelles de ces plantes, nous avons retenu la méthodologie développée par Godin *et al.* (1997) et Godin et Caraglio (1998). La méthodologie AMAPmod ayant été décrite et utilisée à plusieurs reprises (par exemple Farque *et al.* 2001 ; Massonnet 2004), nous

² Le premier chiffre fait référence au numéro de l'arbre sur son rang et le second fait référence au numéro du rang dans la parcelle. La numérotation est celle adoptée par l'équipe de Christian Dupraz (UMR System, Inra Montpellier) responsable de la gestion du site expérimental.

Fig. III-3

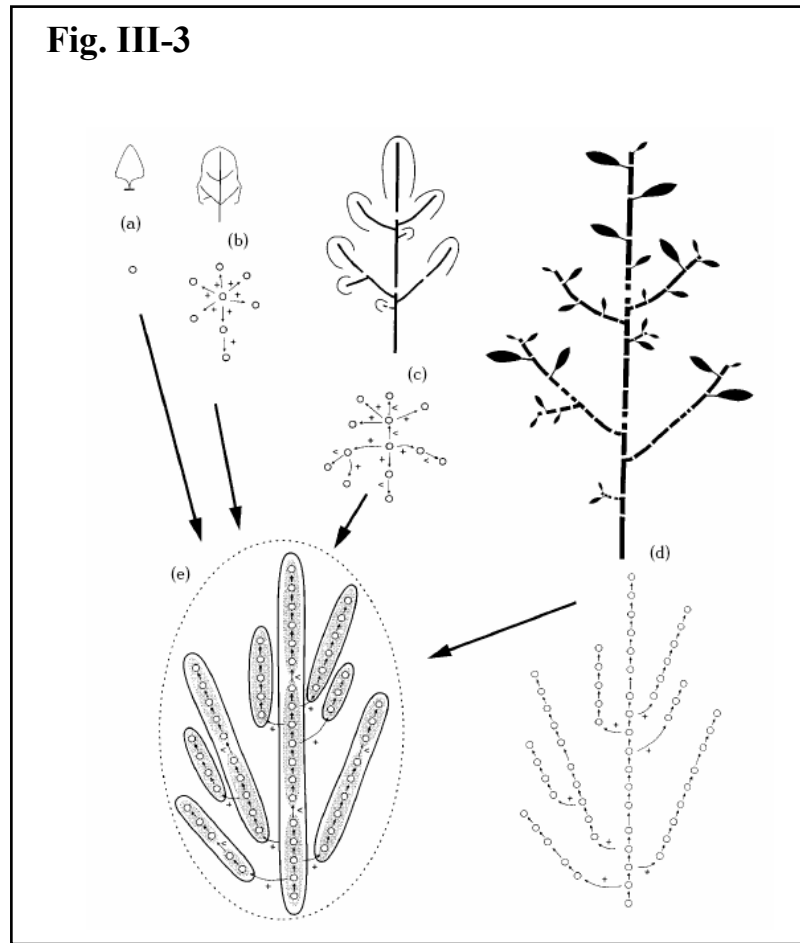


Figure III-3. Un arbre peut être regardé et décrit sous la forme d'un graphe à (a) l'échelle de l'individu, (b) à l'échelle des axes, (c) à l'échelle des unités de croissance et (d) à l'échelle des entre-nœuds. Ces informations sont contenues dans un graphe multi-échelle (e). D'après Godin et Caraglio, 1998.

présentons ici un rappel succinct de la méthode. Puis, nous détaillons les mesures communes à l'ensemble des arbres étudiés. Enfin, quelques aspects techniques et méthodologiques liés à notre objet d'étude sont précisés.

2.1 Principe général de la méthodologie AMAPmod

Une plante peut être décomposée en structures élémentaires plus ou moins complexes qui correspondent à différents niveaux d'organisation emboîtés les uns dans les autres (Barthélémy 1991 ; Godin et Caraglio 1998). L'observation des entités botaniques constituant les plantes conduit à définir deux types de relations entre ces composantes :

- des relations de succession : l'entité '*a*' est *suivie de/précédée de* l'entité '*b*'
- des relations de filiation : l'entité '*c*' est *portée par/porteuse de* l'entité '*d*'
- des relations de composition : l'entité '*e*' est *composée de/se décompose en* entités '*f*'

L'identification des entités botaniques et l'écriture des trois types de relations existant entre celles-ci permettent un mode de codage générique de la topologie des structures ramifiées (figure III-3). Les relations de succession, de filiation et de composition sont respectivement décrites par les symboles <, + et /. En outre, chaque type d'entité botanique est identifié par une lettre et un nombre, constituant un vertex. A partir de ce codage, le logiciel AMAPmod construit un modèle de représentation nommé graphe arborescent multi-échelle, noté MTG (*Multiscale Tree Graph*).

Les entités botaniques décrites peuvent être renseignées par des attributs (numériques ou alphanumériques). Par exemple, la longueur et la géométrie mesurée de chaque pousse annuelle peuvent être associées au MTG, extraites puis analysées. L'association de la topologie et de la géométrie permet de reconstruire des plantes virtuelles tridimensionnelles (Godin *et al.* 1999).

2.2 Description et mesures réalisées sur les arbres étudiés

Les mesures réalisées et exploitées spécifiquement dans le cadre de chacun des chapitres 4 et 5 sont détaillées dans ces derniers. Seules les mesures communes aux trois arbres étudiés sont précisées dans cette partie. Notons par ailleurs que la totalité des mesures réalisées au cours des années 2001, 2002 et 2003 n'a pas été exploitée. Un tableau en annexe 1 résume les mesures qui pourraient être exploitées ultérieurement.

Tableau III-2. Organisation des mesures réalisées sur la structure ligneuse des arbres et intégrées au MTG. L'échelle des unités de croissance a été décrite uniquement si une manifestation de polycyclisme était observée.

Echelle d'observation	Mesures et notations effectuées
Plante entière	Identifiant
Axe	Ordre de ramification de l'axe
Pousse annuelle (PA)	Année de croissance Longueur Etat de l'apex Nombre de cataphylles et nombre de feuilles Diamètre aux extrémités (en 2003 uniquement)
Unités de croissance (UC) <i>(si manifestation de polycyclisme)</i>	Nombre d'UC
Entre-nœuds	Coordonnées géométriques du premier et du dernier entre-nœud de chaque UC ou de chaque PA

2.2.1 Description de la topologie et mesures de la structure ligneuse

La description de la topologie et les mesures de la structure ligneuse ont été réalisées après la chute des feuilles. Plus de détails concernant les dates de description et de mesures de l'architecture ligneuse sont donnés dans les chapitres 4 et 5. Le tableau III-2 précise les mesures réalisées sur les arbres pour chacune des années où ils ont été étudiés.

Pour chaque individu étudié, la topologie de l'ensemble des axes constituant les individus a été décrite et l'ordre de ramification de chaque axe noté (tronc : axe d'ordre 1, branche : axe d'ordre 2, etc.). A l'échelle des pousses annuelles, les variables mesurées sont l'année de croissance, leur longueur, l'état de l'apex (sec, coupé, floraison terminale), le nombre de cataphylles et le nombre de feuilles. En effet, chez le Noyer, des marqueurs morphologiques permettent de reconnaître les arrêts de croissance inter-annuels et de distinguer les cicatrices laissées par les cataphylles de celles laissées par les feuilles³. Notons que toutes les pousses annuelles des arbres étudiés ont été décrites et mesurées, excepté pour l'individu 16-2 : cet arbre a fait l'objet d'un protocole de mesures simplifié à l'échelle des pousses annuelles étant donné la taille de l'individu : seules les pousses annuelles de l'année 2003 ont été décrites et mesurées.

Chez le Noyer, la floraison apparaît en position terminale à la croissance végétative de l'axe. Le développement peut se poursuivre la même année par la mise en place d'un relais dont l'allongement est différé dans le temps. Dans ce cas, nous avons décrit ces deux unités de croissance et nous les avons codées dans le MTG. Ce cas concerne uniquement l'individu 16-2 décrit en 2003. Dans les autres cas, les pousses annuelles étant monocycliques, l'échelle des unités de croissance (UC) n'a pas été décrite dans le MTG.

Aucune mesure de la morphologie des entre-nœuds n'a été effectuée. En revanche, la position géométrique des extrémités des pousses annuelles a été notée comme attribut au niveau du premier et du dernier entre-nœud correspondant.

Notons enfin que les feuilles ne sont pas explicitement décrites dans le MTG.

2.2.2 Mesure de la géométrie de la structure ligneuse

La mesure de la géométrie a été effectuée grâce à un digitaliseur électromagnétique de type Fastrak (Polhemus Inc. 1993) muni d'un récepteur mobile fournissant simultanément les

³ Pour plus de précisions, se reporter au chapitre 2.



Figure III-4. Digitalisation de la structure ligneuse d'un Noyer hybride (individu 16-2). Étant donnée la hauteur de l'arbre, une perche en bois a été utilisée pour digitaliser les entités les plus hautes. L'émetteur électromagnétique a été placé sur un échelle afin de réduire la distance au capteur.

coordonnées spatiales et l'orientation (sous forme des angles d'Euler : azimut, élévation et roulis) des objets pointés.

L'appareil fonctionne sur le principe de la mesure par un récepteur du champ magnétique émis par une antenne émettrice fixe. Ces deux éléments sont reliés à une unité centrale, elle-même connectée à un micro-ordinateur qui enregistre les données. Etant donné le volume de la couronne des arbres, nous avons utilisé l'émetteur *Long Ranger* ayant un rayon d'émission utile de 4 m. L'acquisition des données a été réalisée avec le logiciel Pol 95 (Adam 1999).

En laboratoire, le niveau de précision du digitaliseur Polhemus est de l'ordre de 0.8 mm (Moulia et Sinoquet 1993). L'erreur de mesure *in situ* est cependant plus élevée : le vent, la difficultés d'accès au végétal et l'habileté de l'opérateur sont autant de sources d'imprécision. La précision a été évaluée à environ 10 mm lorsque le point digitalisé se situe à 4 mètres de l'émetteur *Long Ranger* (Almeras, 1999). Cependant, nous avons parfois observé des erreurs⁴ supérieures, comprises entre 1 à 10 cm.

2.3 Aspects méthodologiques particuliers liés à notre objet d'étude

Sur le terrain, deux options se présentent : soit décrire et mesurer simultanément la topologie et la géométrie, soit séparer ces deux étapes dans le temps. L'intérêt de la première option est de minimiser le risque d'erreur de codage car chaque entité est replacée dans la topologie de l'arbre au moment même de la digitalisation. Néanmoins, cette première option se révèle délicate sur des plantes de grande taille car la saisie de la topologie sur micro-ordinateur est longue (et retarde donc l'opération de digitalisation) et sujette à erreurs (saisie sur ordinateur difficile sur le terrain). Les problèmes électroniques étant fréquents lors de la digitalisation, entreprendre ces deux étapes simultanément est difficile. Nous avons donc d'abord relevé la topologie sur le terrain, puis, dans un deuxième temps, digitalisé la structure ligneuse des Noyers en se repérant sur la description topologique réalisée préalablement.

L'utilisation d'un digitaliseur électromagnétique impose l'absence de pièce métallique dans le rayon d'émission du champ. Nous avons utilisé des échelles en bois (figure III-4), sauf pour digitaliser la partie sommitale de la couronne du Noyer 16-2. Dans ce dernier cas, nous nous sommes servis d'une échelle en aluminium et le pointeur était placé à l'extrémité d'une perche en bois. L'erreur liée à la présence d'une échelle en aluminium a induit, dans notre cas, une simple translation des points digitalisés. En comparant les coordonnées d'un même point

⁴ Plus de détails sur les erreurs observées sont donnés dans le chapitre 4.

Fig. III-5

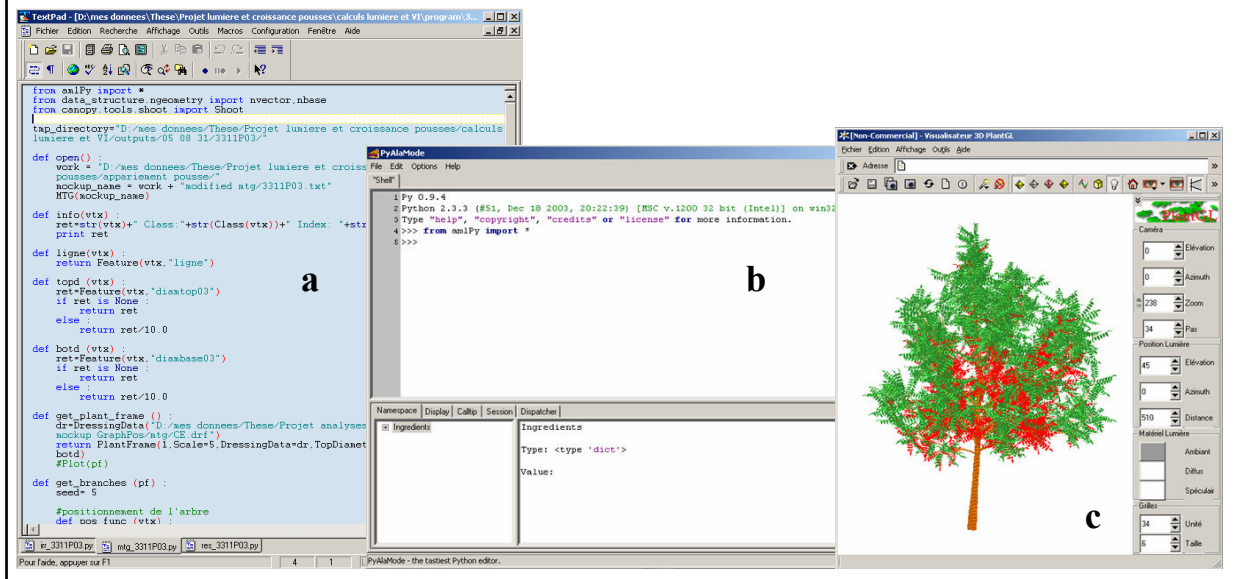


Figure III-5. Exemple d'environnement graphique du logiciel AMAPmod utilisé à partir de la plateforme ALEA (Pradal *et al.*, 2004). (a) éditeur de texte, (b) fenêtre Python et (c) fenêtre PlantGL (Pradal *et al.*, 2004). L'utilisation d'un langage de programmation tel que Python nous a permis d'automatiser la procédure de création de plantes virtuelles et d'analyser du bilan radiatif.

digitalisé en présence de l'échelle en bois puis en aluminium, nous en déduisons le vecteur permettant de corriger l'erreur.

Nous avons utilisé le logiciel AMAPmod version 1.1.4 de la plateforme ALEA (Pradal *et al.* 2004). Celle-ci intègre la bibliothèque graphique 3D PlantGL permettant de visualiser les plantes virtuelles pour vérifier la cohérence des mesures (figure III-5 et annexe 2).

3 Calculs de bilans radiatifs

Les simulations radiatives ont été réalisées au moyen des modèles MIR, MUSC, Biomscene et RadBal de la plateforme Archimed (Dauzat et Eroy 1997 ; Dauzat *et al.* 2001 ; Chenu *et al.* 2005). Le principe de ces simulations repose sur le calcul numérique de l'interception de flux radiatifs directionnels sur des maquettes tridimensionnelles agencées pour reconstituer une parcelle. Le rayonnement incident est assimilé à un ensemble de 46 flux directionnels. Pour chaque direction définie, l'interception du rayonnement incident puis la rediffusion du rayonnement intercepté sont calculées. A l'issue de ces calculs préliminaires pour 46 directions, un bilan radiatif complet est effectué pour les conditions radiatives spécifiées (figure III-6).

3.1 Constitution d'une scène virtuelle

Les Noyers virtuels reconstruits à partir des digitalisations ont été écrits sous le format de « lignes élastiques » à partir du logiciel AMAPmod. Ce format ne spécifie que les informations géométriques des entités végétales décrites (i.e. sans topologie) : il indique la position, l'orientation et l'échelle de chaque élément de la plante (entre-nœud ou feuille). Ces éléments sont typés afin de permettre leur représentation par des primitives géométriques et par l'association de couleurs associées pour leur visualisation. A chaque type d'élément est associé un symbole. Nous avons utilisé un prisme cylindrique à 6 facettes pour représenter les entre-nœuds et des symboles spécifiques pour représenter les feuilles (se reporter au chapitre 4). Ces fichiers servent d'entrée aux modèles radiatifs décrits ci-dessous.

Le support des simulations est la représentation informatique de plantes agencées au sein d'une parcelle élémentaire en une scène virtuelle. Une option permet de dupliquer virtuellement cette scène à l'infini (on parle de symétrie torique). Des coordonnées géographiques sont associées à la parcelle afin de pouvoir calculer les termes du rayonnement incident. Enfin un angle est spécifié pour définir l'orientation de la parcelle.

Fig. III-6

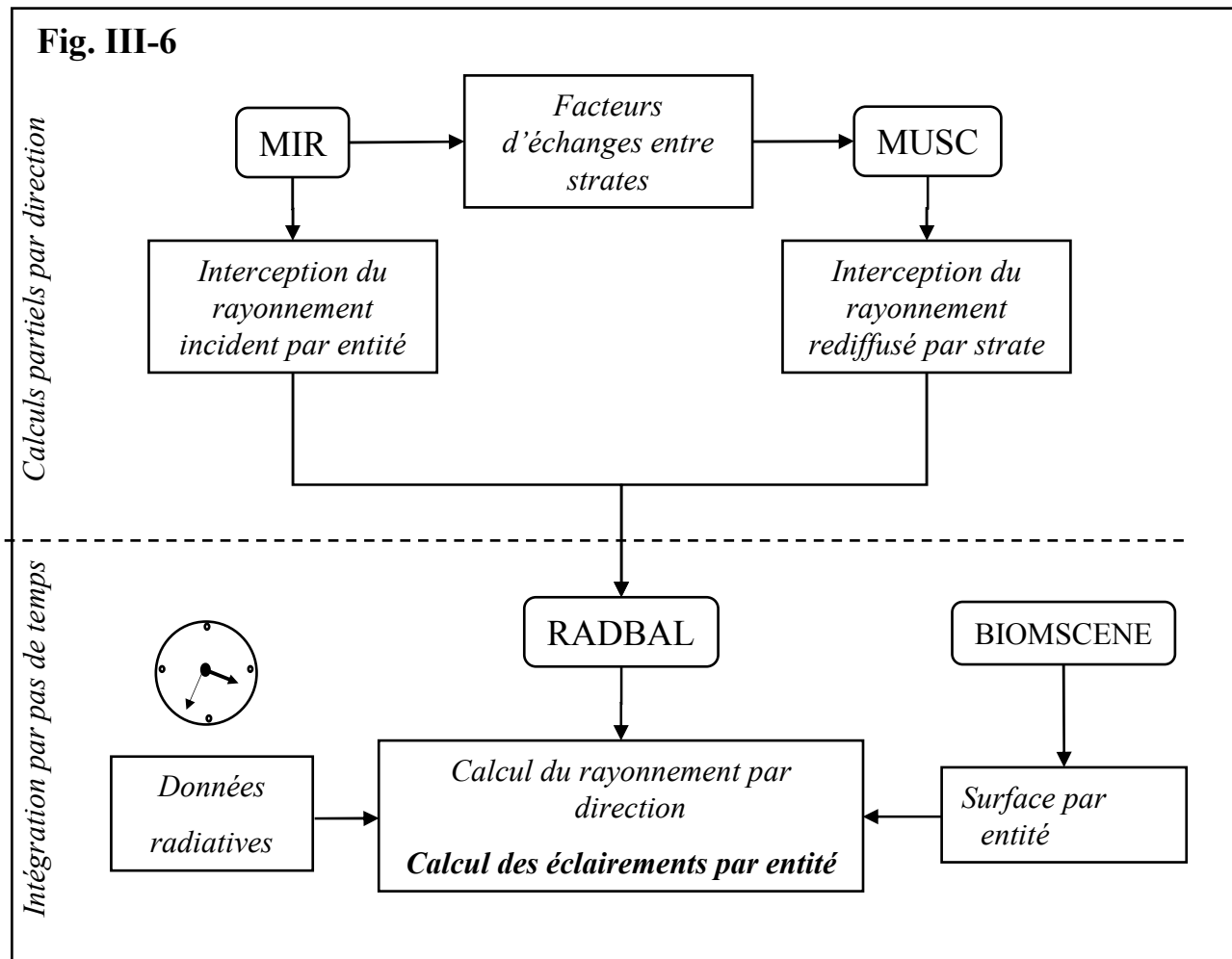


Figure III-6. Organigramme des calculs radiatifs sous la plate-forme Archimed : à l'issue des calculs partiels par direction (MIR et MUSC), l'intégration des flux radiatifs et des éclaircissements est réalisée pour chaque pas de temps d'un fichier météorologique.

3.2 MIR : Interception du rayonnement incident, direct et diffus

Le rayonnement incident est décrit comme un ensemble de 46 flux directionnels obtenus par découpage de l'hémisphère céleste suivant le modèle Turtle (Den Dulk 1989). La partition du rayonnement incident dans ces 46 directions est traitée plus bas (se reporter au paragraphe concernant le modèle RadBal).

Pour chaque direction, le modèle MIR calcule la projection sur un plan image de la scène suivant la méthode du Z-buffer. L'implémentation de cette méthode permet en premier lieu de déterminer les portions d'entités éclairées depuis la direction considérée : les portions éclairées sont de fait les portions visibles sur l'image générée et le comptage des pixels visibles permet de calculer le rayonnement intercepté par ces portions. Le Z-buffer permet également, pour chaque direction, de déterminer les superpositions des entités. Ces informations fournies par le modèle MIR constituent les données d'entrée du modèle MUSC.

Le modèle MIR donne en sortie :

- Le nombre de pixels visibles de chaque entité depuis chaque direction. Dans le cas présent, les entités considérées sont les organes élémentaires ;
- Une image des ombres portées au sol pour chaque direction ;
- Des facteurs directionnels de visibilité entre strates de végétation (déterminés en faisant le bilan des entités superposées).

3.3 MUSC : traitement des rediffusions multiples au sein du couvert

Le modèle MUSC traite l'échange des flux radiatifs rediffusés entre les entités superposées qui se « voient » mutuellement. Afin de limiter les calculs, ces échanges sont calculés à l'échelle de strates horizontales de végétation (nombre paramétrable par l'utilisateur). Les rediffusions sont également calculées suivant des directions discrètes : 46 directions descendantes et 46 directions ascendantes (directions opposées).

Les rediffusions entre strates de végétation sont calculées itérativement par ordre de rediffusion :

- Connaissant le rayonnement intercepté par chaque strate depuis une direction donnée, MUSC calcule le rayonnement rediffusé dans les 92 directions définies en fonction d'un facteur de rediffusion spécifié pour la bande spectrale considérée.

- Les probabilités d'éclairement mutuel entre strates obtenues par MIR pour chaque direction servent alors à calculer la ré-interception du rayonnement diffusé⁵ au sein de la strate diffusante, par les autres strates de végétation et par le sol.

Les étapes de calcul de rediffusion et de ré-interception sont répétées, pour chaque direction de rayonnement incident, jusqu'à extinction du rayonnement rediffusé. Le modèle MUSC donne en sortie, pour chaque direction de rayonnement incident, l'interception du rayonnement rediffusé à chaque niveau du couvert (strates de végétation et sol).

3.4 RadBal : intégration des résultats pour des conditions radiatives données

Les modèles MIR et MUSC donnent des bilans partiels des échanges radiatifs au sein du couvert pour chacune des 46 directions définies. Le modèle RadBal calcule en premier lieu le rayonnement incident depuis chacune des directions et intègre ces résultats en conséquence. Ce calcul peut être réalisé pour des conditions radiatives purement théoriques ou à partir de mesures de rayonnement global mesuré. Dans le premier cas, l'utilisateur spécifie un *cloudiness/clearness index* (Erbs *et al.* 1982 ; Fraser *et al.* 1999) défini comme le rapport *global incident : rayonnement extraterrestre*. Compte-tenu de la date, de l'heure et des coordonnées géographiques, nous en déduisons le *rayonnement global*. Dans le second cas, le rayonnement global horaire ou semi-horaire est fourni dans un fichier météorologique.

Dans l'un ou l'autre cas, le rayonnement *global* incident est en premier lieu partitionné en ses composantes directe et diffuse suivant Spitters *et al.* (1986). La répartition du rayonnement diffus dans les 46 secteurs du modèle Turtle est ensuite calculée au moyen des formules de luminance du ciel de Dogniaux (1973) et d'Anderson (1966). Le rayonnement direct est affecté aux secteurs en fonction de la position du soleil⁶.

Compte tenu des flux radiatifs incidents calculés pour les 46 directions, RadBal intègre le rayonnement incident intercepté par chaque entité et rajoute une fraction de rayonnement

⁵ Les probabilités de ré-interception aux différents niveaux du couvert (strates et sol) du rayonnement émergent d'une strate donnée sont calculées numériquement par MIR. Le calcul de la ré-interception par elle-même du rayonnement rediffusé par une strate repose sur l'hypothèse d'une atténuation exponentielle du rayonnement reçu par la strate depuis une direction donnée. Du fait que l'on connaît l'interception totale de la strate pour cette direction, ceci n'implique pas d'hypothèse sur le mode d'agencement des feuilles au sein de la strate mais seulement que cet agencement est homogène au sein de la strate.

⁶ Suivant la position du soleil, le rayonnement direct peut être réparti entre plusieurs secteurs voisins. Cette répartition est effectuée proportionnellement à l'intersection d'un cône virtuel sous-tendant le rayonnement direct avec chacun des secteurs.

Fig. III-7

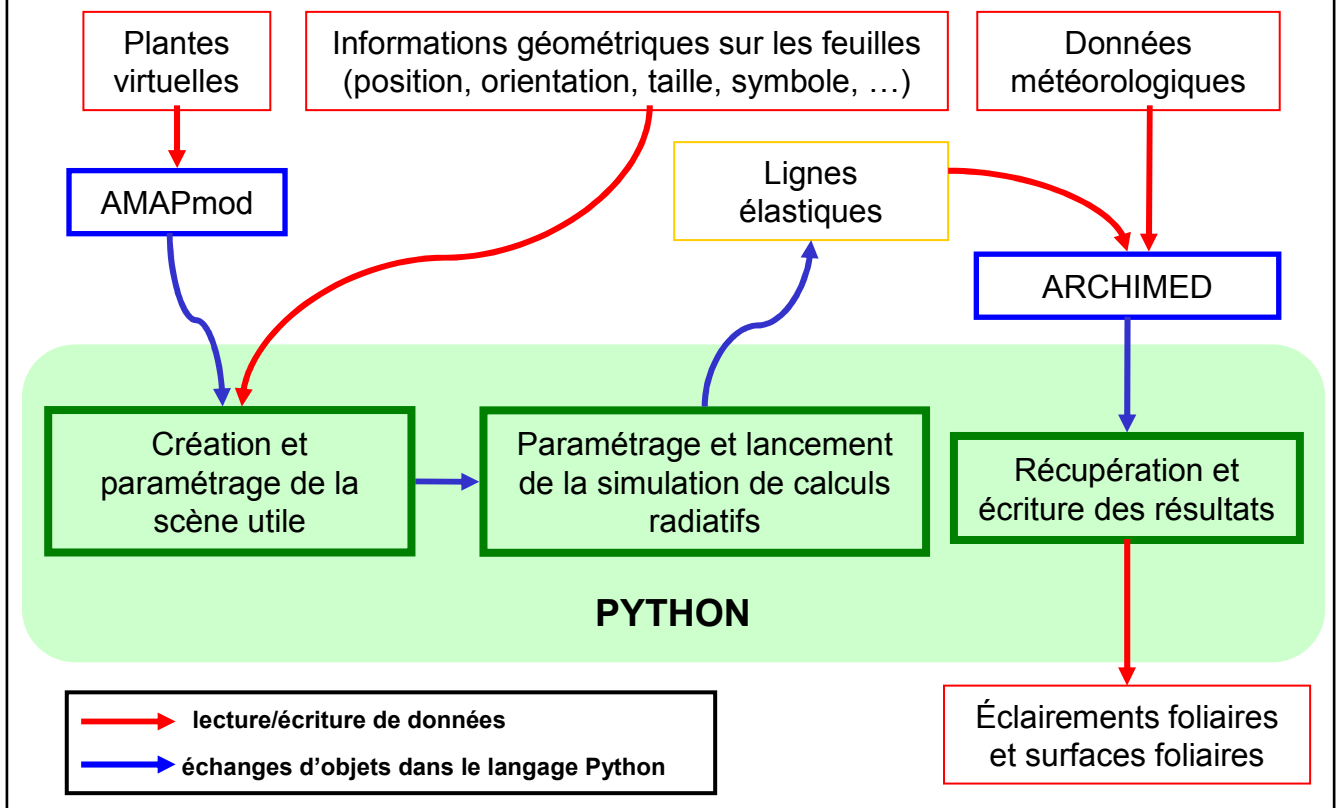


Figure III-7. Représentation des différentes actions et méthodes mises en oeuvre dans la procédure de calcul du bilan radiatif d'une plante virtuelle. Cinq modules ont été créés afin d'utiliser la plate-forme Archimed avec la langage Python. Ceci nous a permis d'automatiser la procédure depuis la création des plantes jusqu'à l'écriture des variables analysées.

rediffusé (calculée pour chaque direction au prorata de la surface interceptrice de l'entité au sein de la strate). L'utilitaire Biomscene permet de calculer la surface des entités constitutives des plantes virtuelles et permet d'exprimer les résultats en terme d'éclairement foliaire moyen pour chaque entité.

La description exhaustive des paramètres utilisés pour les simulations est donnée en annexe 3.

4 Modules développés spécifiquement

Afin d'automatiser les procédures de reconstruction des plantes virtuelles et de calculs radiatifs, j'ai développé en étroite collaboration avec Jérôme Chopard (UMR AMAP) des modules permettant d'émuler les modèles de transferts radiatifs de la plateforme Archimed depuis la plateforme ALEA. L'objectif était de pouvoir échanger des données entre le logiciel AMAPmod (utilisé pour analyser et représenter les plantes virtuelles) et les modèles de transferts radiatifs de la plateforme Archimed.

Ces modules ont été écrits en langage Python (www.python.org, version v2.3) qui est un langage interactif, interprété et orienté objet. Ces modules permettent de créer des objets et/ou de regrouper des fonctions définies pour réaliser une action précise (par exemple le calculs des angles foliaires, le formatage de fichier, etc.). Les modules créés utilisent des modules disponibles librement ainsi que des modules développées par Jérôme Chopard à l'UMR AMAP dans le cadre de sa thèse. Les fonctions créées ont été testées exhaustivement avec des exemples simples afin de s'assurer du bon fonctionnement des procédures mises en œuvre.

Trois groupes de modules ont été créés afin (i) d'utiliser les modèles de transfert radiatif de la plateforme Archimed depuis la plateforme ALEA, (ii) d'automatiser la procédure de reconstruction de la géométrie du feuillage des plantes virtuelles (cf. chapitre 4) et (iii) d'analyser la croissance des pousses annuelles en fonction de leur position dans la couronne et de la disponibilité en lumière. Les deux premiers groupes de modules sont décrits succinctement.

4.1 Utilisation des modules de transferts radiatifs de la plateforme Archimed sous le langage Python

L'objectif des modules créés est de pouvoir lancer les programmes MIR, MUSC, Biomscene et RadBal écrits en langage C depuis une interface Python. Trois premiers modules ("archimed_bases", "archimed_dta" et "archimed_scenes") permettent de lire et formater les

fichiers contenant les données sur la géométrie d'une plante, les symboles utilisés pour la visualisation (par exemple entre-nœuds ou feuille) et les propriétés optiques des entités décrites (figure III-7). Les fonctions de création et de paramétrage de la scène ont été regroupées dans le module "archimed_scenes" et celles d'exécution d'une simulation et d'écriture des résultats ont été définies dans le module "archimed_simulation".

4.2 Automatisation de la reconstruction de la géométrie du feuillage et des calculs radiatifs

Lorsque la géométrie du feuillage a été calculée stochastiquement (par exemple lorsque les angles foliaires sont définis à partir de tirage aléatoire dans une loi statistique), nous avons souhaité réaliser plusieurs répétitions de la procédure de reconstruction de la couronne. Il a donc été nécessaire d'automatiser la procédure de reconstruction des maquettes, de calcul des transferts radiatifs, d'écriture et d'analyse des résultats.

A partir des informations et des analyses réalisées en utilisant le logiciel AMAPmod, un premier module a extrait les informations nécessaires au positionnement des pousses dans l'espace. Sur cet ensemble d'objets « pousse », un deuxième module a plaqué les objets « feuille ». Ce module de positionnement d'objets dans l'espace prend en paramètre un ensemble de fonctions définies par l'utilisateur qui déterminent la composition en « feuilles » d'une « pousse » ainsi que leur position et orientation :

- « leaf_number » renseigne sur le nombre de feuilles effectivement portées par une « pousse » ;
- « leaf_orientation » spécifie les angles d'orientation de la feuille dans l'absolu (angles d'Euler) ou relativement par rapport à la pousse ;
- « leaf_position » précise la répartition (régulière ou autre) des pétioles des feuilles le long de la pousse ;
- « leaf_surface » et « leaf_symbol » permettent enfin de modifier l'apparence de la feuille.

Un dernier module de gestion des simulations utilise l'interface avec ARCHIMED présentée plus haut pour calculer l'éclairement de chacun des objets « feuille ». L'ensemble des résultats obtenus est formaté dans un fichier directement utilisable pour les analyses ultérieures.

Chapitre 4 : Etude de sensibilité de différentes méthodes d'estimation des caractéristiques géométriques du feuillage sur l'interception simulée du rayonnement et sur les éclairissements foliaires.

Liste des abréviations utilisées dans le texte :

C1	couronne n°1 (614 feuilles)
C2	couronne n°2 (2397 feuilles)
C3	couronne n°3 (4943 feuilles)
x_i, y_i, z_i	coordonnées spatiales de la feuille i
A_{ij}	surface foliaire de la feuille i de la pousse annuelle j (cm^2)
L_j	longueur de la pousse annuelle j (cm)
R_{ij}	rang relatif du nœud i de la pousse annuelle j
N_j	nombre de feuilles portées par la pousse annuelle j
D_j	diamètre basal de la pousse annuelle j (cm)
$Pn_{i,j}$	position relative du $i^{\text{ème}}$ noeud sur la pousse annuelle j
N_{leaflet}	nombre de folioles d'une feuille
LAD	densité de surface foliaire ($\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-3}$)
irr_i	éclairage foliaire ($\mu\text{mols photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) de la $i^{\text{ème}}$ feuille
I_{PAR}	rayonnement photosynthétique actif intercepté par une couronne (mols photons. s^{-1})
rPPFD	disponibilité en lumière (%)
\overline{STAR}	efficacité d'interception du rayonnement intégrée sur la voûte céleste discrétisée en 46 secteurs
ψ	angle d'azimute d'une feuille (degrés)
θ	angle d'élévation d'une feuille (degrés)
ϕ	angle de roulis d'une feuille (degrés)
α	angle formé entre la verticale et la normale du plan moyen de la feuille (degrés)
λ_{leaflet}	angle formé entre deux folioles ayant le même point d'insertion (degrés)

1 Introduction

L'utilisation de plantes virtuelles tridimensionnelles pour calculer des variables écophysiologiques est de plus en plus courante (Kellomäki et Strandman 1995 ; Pearcy et Yang 1996 ; Dauzat *et al.* 2001 ; Farque *et al.* 2001 ; Sinoquet *et al.* 2001 ; Pearcy *et al.* 2005). Ces représentations permettent en effet de simuler des variables biophysiques et écophysiologiques (rayonnement intercepté, transpiration, température des organes, photosynthèse) difficiles à mesurer *in situ* et de les intégrer sur l'ensemble de la plante. Grâce aux représentations tridimensionnelles de plantes, il est possible de quantifier l'hétérogénéité des conditions radiatives à l'intérieur des couronnes. Ces outils permettent d'avoir accès à des variables nécessaires pour évaluer le bilan carboné à une échelle locale, et, par exemple, et de mieux comprendre la variabilité de la qualité des fruits (Willaume *et al.* 2004).

Cette approche est néanmoins fortement contrainte par la difficulté à collecter les données architecturales et géométriques de la structure ligneuse et du feuillage nécessaires à la construction des plantes virtuelles. Plusieurs travaux sont donc menés actuellement d'une part pour développer des méthodes de mesure et de reconstruction du feuillage efficaces et d'autre part pour évaluer l'importance respective des différents paramètres de structure (Giuliani *et al.* 2005 ; Sonohat *et al.* 2006).

Les méthodes indirectes de mesure de la géométrie d'une couronne telles que le laser (Takafumi *et al.* 1998) et le scanner laser (Giuliani *et al.* 2000) permettent de représenter des arbres seuls ou isolés mais peu d'applications de ces méthodes, encore onéreuses, ont été réalisées en vue d'analyses écophysiologiques. Les méthodes photographiques, plus faciles à mettre en œuvre techniquement, rendent possible une description simple des caractéristiques biométriques de la couronne (Brown *et al.* 2000 ; Shlyakhter *et al.* 2001). Leur amélioration devrait permettre à terme d'estimer la distribution de la surface foliaire dans la couronne (Phattaralerphong et Sinoquet 2005). Cependant, ces méthodes photographiques ne permettent pas encore d'estimer des paramètres géométriques plus fins tels que les angles d'insertion des feuilles ni de décrire la topologie de la plante. Les méthodes directes telles les méthodes mécaniques (Takenaka *et al.* 1998) ou la digitalisation électromagnétique (Sinoquet et Rivet 1997 ; Hanan et Wang 2004) permettent de mesurer avec une bonne précision la géométrie du feuillage et de la structure ligneuse. Cette dernière méthode a été appliquée pour décrire des espèces variées (trèfle, pommier, manguier, noyer, caféier, cotonnier) dans divers contextes : étude de la distribution de la lumière entre espèces herbacées (Sonohat *et al.* 2002), étude de l'évolution journalière des angles foliaires (Thanisawanyangkura *et al.* 1997), calcul de bilan d'énergie (Dauzat *et al.* 2001 ; Sinoquet *et al.* 2001). La difficulté de mise en œuvre de cette technique (accès de l'opérateur au feuillage, temps nécessaire aux mesures) limite cependant

le nombre de mesures réalisables. Lorsque la couronne atteint une grande dimension, les feuilles ne peuvent pas être mesurées individuellement. Dans ce cas, il est nécessaire de développer des méthodes d'échantillonnage afin de reconstruire des couronnes tridimensionnelles.

Les méthodes de reconstruction de couronnes tridimensionnelles se basent principalement sur l'utilisation de relations empiriques d'allométrie et/ou sur une approche statistique (Whitehead *et al.* 1990 ; Casella et Sinoquet 2003 ; Willaume *et al.* 2004 ; Sonohat *et al.* 2006). L'utilisation de relations allométriques permet de simuler les caractéristiques géométriques du feuillage en fonction de leur position sur l'architecture ligneuse. Cette démarche a ainsi permis à Casella et Sinoquet (2003) de reconstruire la structure ligneuse et le feuillage de peupliers avec des propriétés radiatives proches de celles mesurées *in situ*. L'approche statistique se base, quant à elle, sur une description de la distribution statistique des caractéristiques géométriques des feuilles au sein de la couronne, à partir de mesures réalisées sur des échantillons. Giuliani *et al.* (2005) ont proposé récemment une méthode de reconstruction du feuillage (nombre de feuilles, surface foliaire individuelle, position et orientation des feuilles dans l'espace) basée sur cette approche. Les couronnes simulées reproduisent des comportements proches de celles mesurées du point de vue du STAR (Silhouette to Total Area Ratio). Cette méthode permet une étude tridimensionnelle du bilan radiatif mais elle n'inclut pas de description de la structure topologique de la couronne. Le bilan radiatif ne peut donc pas être intégré aux différentes échelles botaniques telles que la pousse annuelle ou la branche. Willaume *et al.* (2004) et Sonohat *et al.* (2006) proposent des couronnes reconstruites à partir d'une description à l'échelle des pousses annuelles, ce qui leur permet de caractériser le climat radiatif de différents types de pousses annuelles.

Les travaux portant sur la reconstruction de couronnes virtuelles de grande taille ainsi que leur validation d'un point de vue radiatif restent rares (Casella et Sinoquet 2003 ; Sonohat *et al.* 2006). Les différentes hypothèses simplificatrices utilisées ont généralement été testées globalement, en comparant les propriétés radiatives de la couronne avec des mesures *in situ* ou avec des couronnes digitalisées à l'échelle des feuilles. La contribution de chaque variable de la géométrie du feuillage sur la qualité des couronnes reconstruites a rarement été quantifiée sur des arbres (de Castro et Fetcher 1998 ; Tappeiner et Cernusca 1998).

L'objectif de la présente étude est d'analyser l'impact sur l'interception de la lumière de variables nécessaires à la reconstruction de plantes virtuelles mais dont la mesure nécessite un travail long et difficile qui rend indispensable l'utilisation de méthodes d'extrapolation. Les variables retenues sont : la surface élémentaire des feuilles, leur nombre par pousse annuelle, la position de leur point d'insertion, l'orientation des limbes, l'inclinaison des folioles et la forme du limbe. La démarche a consisté à (i) quantifier l'importance relative de divers

Tableau IV-1. Variables de structure des trois Noyers. La hauteur de la couronne est la hauteur entre la plus basse et la plus haute feuille de la couronne. Les surfaces foliaires individuelles moyennes sont significativement différentes (Pairwise Student test, $P < 0.05$).

	Noyer 1	Noyer 2	Noyer 3
Age (années)	7	9	9
Hauteur des arbres (m)	3.45	5.00	7.40
Hauteur de la couronne (m)	2.00	3.75	6.50
Nombre de pousses annuelles feuillées	149	399	929
Nombre de feuilles	614	2397	4943
Surface foliaire individuelle moyenne (cm²)	173±32	213±63	192±61
Surface foliaire totale (m²)	10.65	51.23	95.14
LAI (m².m⁻²)	2.00	5.32	15.45
LAD (m².m⁻³)	1.00	1.42	2.38

niveaux de simplification à partir d'hypothèses communément employées (relations allométriques et distributions statistiques) pour reconstruire des couronnes virtuelles tridimensionnelles et (ii) évaluer l'effet de ces approximations sur l'interception de la lumière pour des couronnes de taille et de forme variables. L'originalité de ce travail est (i) d'analyser successivement l'influence de la qualité des estimations des variables décrivant la géométrie du feuillage sur le bilan radiatif d'une couronne, (ii) de réaliser cette étude sur trois couronnes de tailles variées et (iii) de tester l'impact de simplifications à l'échelle des feuilles.

Cette étude s'est déroulée en quatre temps. Dans un premier temps, le squelette ligneux de trois Noyers de dimensions différentes a été digitalisé sur le terrain. Des mesures géométriques ont été effectuées sur des échantillons de feuilles, de pousses et de branches. Dans un deuxième temps, les caractéristiques statistiques du feuillage ont été calculées et différentes relations allométriques ont été établies entre variables de structure. Puis, le feuillage des trois arbres a été simulé, selon différents modèles alternatifs pour chaque niveau de structure. Enfin, le bilan radiatif a été calculé sur les maquettes et l'impact des différents scénarii sur l'interception totale et les éclairagements foliaires a été analysé.

2 Matériel et Méthodes

2.1 Site et matériel végétal

Trois Noyers hybrides *Juglans regia* x *J. nigra* situés sur le domaine expérimental de Restinclières (43°42'N ; 3°51'E, Hérault, Sud de la France) ont été retenus dans cette étude. Les deux premiers sont situés dans une parcelle plantée avec une densité de 500 arbres.ha⁻¹ ; le troisième est situé dans une parcelle avec une densité de 192 arbres.ha⁻¹. Les couronnes des trois Noyers ne sont pas en compétition avec les arbres voisins. Les trois Noyers ont subi une taille en été 2001 (suppression de quelques branches basses). Ces trois individus âgés de 7 à 9 ans ont été sélectionnés car ils représentent des couronnes de taille et d'architecture variable (tableau IV-1). Ils portent respectivement 614, 2397 et 4943 feuilles.

2.2 Mesures et calibration des modèles

2.2.1 Digitalisation de la structure ligneuse

La topologie des trois arbres a été décrite à l'échelle des entre-nœuds et codée sous la forme d'un MTG (Multiscale Tree Graph) selon la méthodologie AMAPmod (Godin *et al.* 1997 ; Godin et Caraglio 1998). Par ailleurs, la géométrie du squelette ligneux a été mesurée avec un digitaliseur électromagnétique (Polhemus Inc. 1993) en utilisant le logiciel POL95 (Adam 1999). Les coordonnées spatiales des extrémités de toutes les pousses annuelles ont été enregistrées.

2.2.2 Surfaces foliaires individuelles

Les surfaces foliaires individuelles, les longueurs des pousses annuelles et les rangs relatifs des feuilles ont été mesurées sur un échantillon indépendant de 22 pousses annuelles portant au total 225 feuilles. Une relation allométrique entre ces trois variables a été testée. Une description statistique des surfaces foliaires individuelles a également été établie en distinguant les sous-populations de feuilles des pousses courtes et des pousses longues. En effet, deux catégories de pousses peuvent être distinguées chez le Noyer hybride (Sabatier 1999): les pousses courtes (pousses non ramifiées, de petite taille, situées en position épitome) et les pousses longues (généralement ramifiées). D'après Sabatier (1999), un seuil de 5 cm a été retenu pour distinguer les pousses annuelles courtes et longues. Deux distributions normales ont été ajustées à partir des données mesurées.

2.2.3 Nombre de feuilles par pousse

Le nombre de feuilles présentes sur chaque pousse annuelle (N_j) des trois arbres a été déterminé après la chute des feuilles, en comptant le nombre de cicatrices foliaires (distinctes des cicatrices de cataphylles). Nous disposons donc du nombre exact de feuilles portées par chaque arbre. Le nombre de feuilles a été mis en relation avec la longueur (L_j) et le diamètre (D_j) des pousses. Pour ces deux relations allométriques, deux sous échantillons ont été distingués : le premier pour calibrer et le second pour valider les paramètres des modèles. 871 et 641 pousses annuelles ont été sélectionnées aléatoirement pour calibrer les relations allométriques à partir de la longueur et du diamètre des pousses, respectivement.

2.2.4 Longueur des entre-nœuds

La longueur des entre-nœuds a été mesurée par Sabatier (1999) à partir d'un échantillon indépendant de 12 pousses annuelles comportant en moyenne 23 entre-nœuds. Une régression

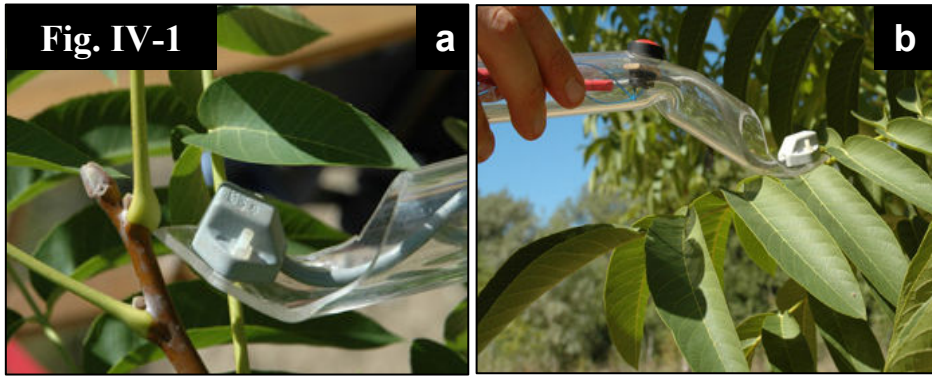


Fig. IV-2

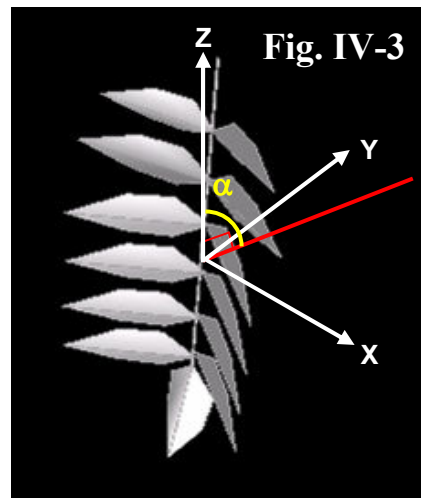
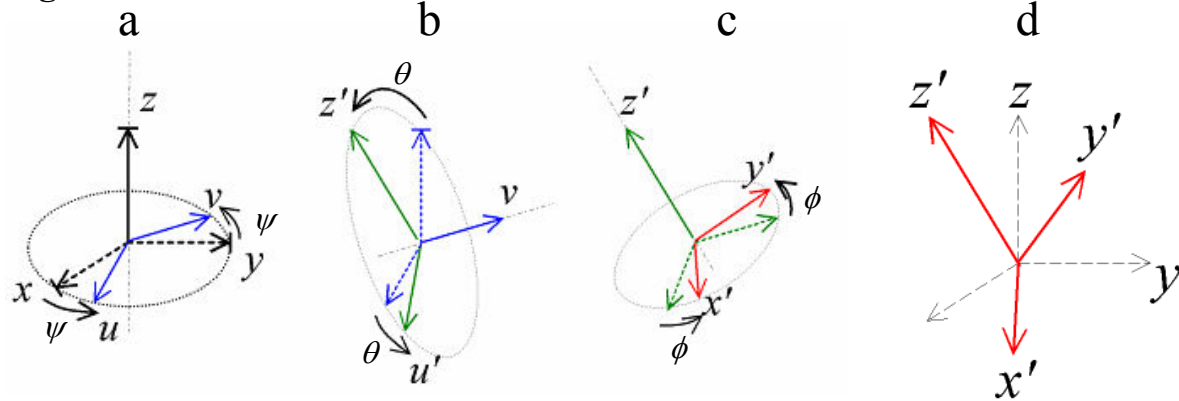


Figure IV-1. (a) Mesures des coordonnées géométriques (x_i, y_i, z_i) du point d'insertion de la feuille i . (b) Mesures des trois angles d'Euler du plan moyen (ψ, θ, ϕ) du plan moyen d'une feuille, composé du rachis et des folioles.

Figure IV-2. Représentation sur un exemple théorique des angles d'Euler. La transformation du référentiel $Oxyz$ au référentiel $Ox'y'z'$ est réalisée par trois rotations : (a) rotation d'un angle ψ autour de l'axe Oz , (b) rotation d'un angle θ autour de l'axe Ov et (c) rotation d'un angle ϕ autour de l'axe Oz' . ψ, θ et ϕ sont appelés angle d'azimut, d'élévation et de roulis, respectivement. Source: http://fr.wikipedia.org/wiki/Angles_d'Euler

Figure IV-3. Représentation de l'angle α formé entre la verticale (axe Z) et la normale (trait rouge) du plan moyen du symbole feuille.

polynomiale a été utilisée sur les données moyennes (communiquées par S. Sabatier), afin de rendre compte de la longueur des entre-nœuds en fonction du rang relatif du nœud.

2.2.5 Orientation des feuilles

Etant donné la taille des couronnes (C2 et C3 notamment), l'orientation des feuilles n'a pas pu être mesurée exhaustivement. Deux branches, en position haute et basse dans la couronne de l'arbre 2, ont été sélectionnées pour analyser cette variable. Les coordonnées (x_i, y_i, z_i) des points d'insertion de chaque feuille ont été mesurées ainsi que les angles d'Euler de leur plan moyen : azimut (ψ), élévation (θ) et roulis (ϕ) (figure IV-1 et IV-2). Les distributions de ψ , θ et ϕ mesurés ont été ajustées par des lois statistiques simples. L'angle α formé entre la normale d'une feuille et la verticale a été calculé de la manière suivante (figure IV-3):

$$\alpha = \arccos(\cos\theta \cdot \cos\phi)$$

2.2.6 Inclinaison et nombre des folioles

Un échantillon indépendant de 109 feuilles a été récolté sur un arbre voisin pour analyser le nombre de folioles par feuille (N_{leaflet}) et l'orientation des folioles (caractérisée par l'angle λ_{leaflet} entre les plans de folioles droites et gauches). λ_{leaflet} a été mesuré avec un rapporteur. Les valeurs moyennes de ces variables ont été calculées pour les feuilles portées respectivement par les pousses courtes et longues.

2.3 Reconstruction des plantes virtuelles

2.3.1 Méthode de reconstruction

Les plantes virtuelles ont été reconstruites à partir des données topologiques et géométriques grâce au logiciel AMAPmod (Godin *et al.* 1999) et à la bibliothèque graphique 3D PlantGL intégrés à la plateforme de modélisation ALEA (Boudon *et al.* 2001). Plusieurs modules ont été créés avec le même langage de programmation (programmation en langage python, www.python.org) afin (i) de placer les feuilles sur les arbres virtuels en fonction des scénarios définis et (ii) d'automatiser les procédures de reconstruction des plantes virtuelles et de calculs radiatifs.

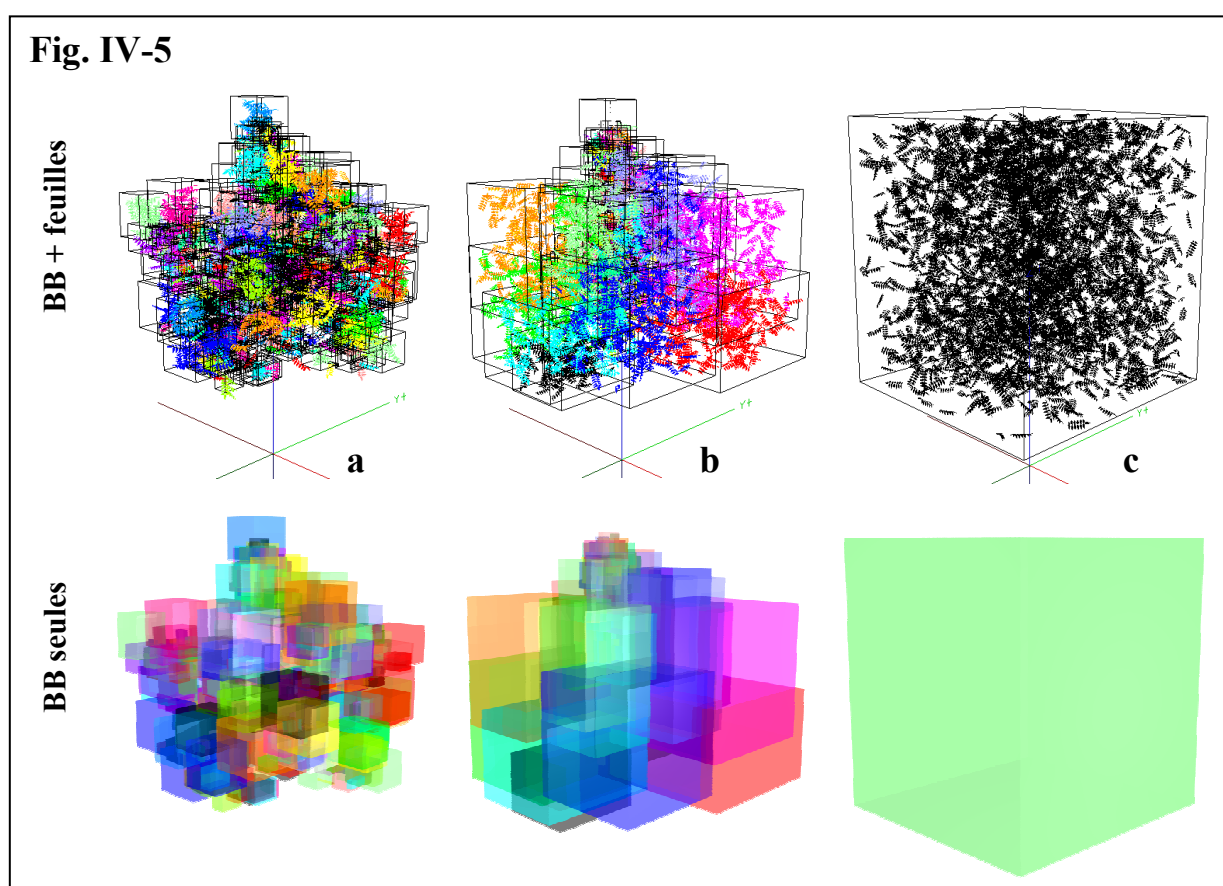
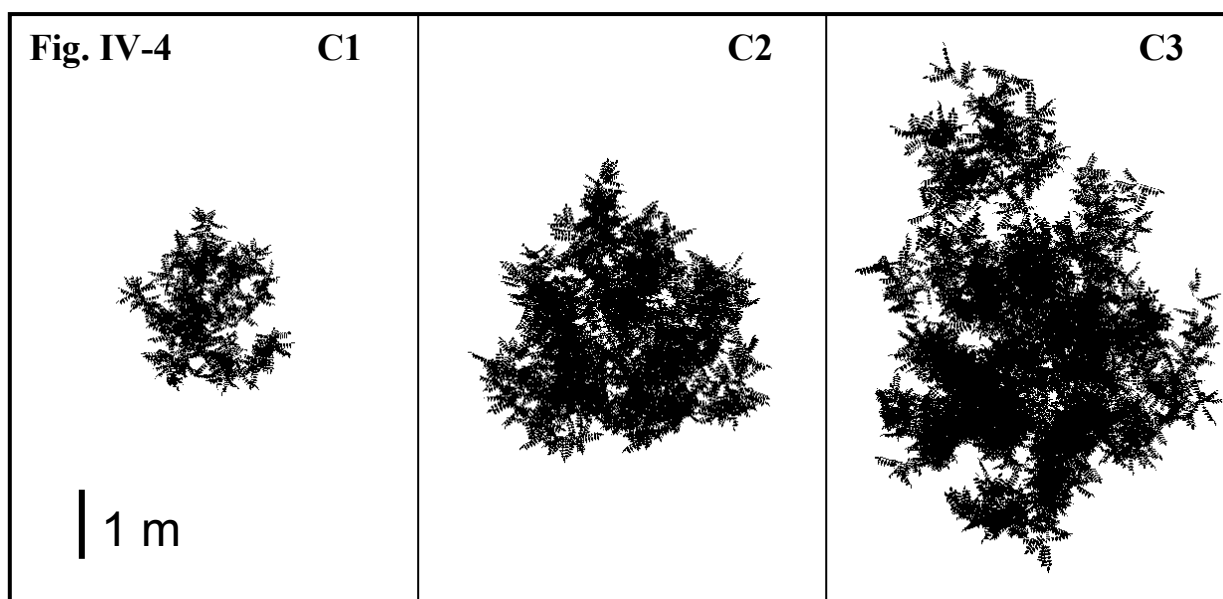


Figure IV-4. Représentations des trois couronnes virtuelles utilisées pour réaliser l'analyse de sensibilité. Toutes les valeurs des variables estimées sont égales aux valeurs du scénario de référence (se reporter aux tableaux 2 et 3).

Figure IV-5. Représentation de la couronne C2 utilisée pour tester l'effet de la position des feuilles sur les éclaircissements foliaires. Les feuilles portées par une entité botanique donnée ont été positionnées aléatoirement dans une boîte englobant (BB) cette entité botanique. Les entités ont été définies à trois échelles : pousse annuelle (a), branche (b) et couronne entière (c). Des couleurs ont été choisies aléatoirement pour identifier les feuilles dans chaque BB.

2.3.2 Scénarios de reconstruction

Différents scénarios ont permis de faire varier dans chacune des trois couronnes autour d'un scénario de référence : (A) la surface foliaire, (N) le nombre de feuilles par pousse annuelle, (P) la position du point d'insertion des feuilles, (O) l'orientation des limbes, (I) l'inclinaison des folioles et (S) la morphologie du limbe. Les couronnes des trois arbres, numérotées C1, C2 et C3, sont représentées sur la figure IV-4. L'ensemble des scénarios testés est présenté dans le tableau IV-2.

(A) Les surfaces foliaires individuelles des trois couronnes du scénario de référence (A_{ref}) ont été simulées à l'aide d'une relation allométrique ajustée aux données collectées sur l'arbre voisin (voir ci-dessus). Quatre scénarios alternatifs ont été testés en modifiant la surface foliaire : une sous-estimation (A_{min}) et une surestimation (A_{max}) de 10% de la surface foliaire de chaque feuille par rapport à la référence ; une erreur gaussienne de plus ou moins 10% commise sur l'estimation de chaque surface foliaire (A_{mm}) ; un tirage aléatoire des surfaces foliaires dans deux distributions normales construites respectivement pour les feuilles portées par des pousses courtes et des pousses longues (A_{thr}).

(N) Le nombre de feuilles portées par les trois couronnes du scénario de référence (N_{ref}) est égal au nombre exact de feuilles observé *in situ* pour chacun des trois arbres. Deux scénarios alternatifs ont été testés. Dans un premier temps, le nombre de feuilles par pousse a été estimé à partir d'une relation allométrique basée sur la longueur des pousses annuelles (N_{alL}). Dans un deuxième temps, le nombre de feuilles par pousse a été estimé à partir d'une relation allométrique basée sur le diamètre des pousses annuelles (N_{alD}). Par ailleurs, l'effet de la valeur du seuil pousses courtes / pousses longues sur la surface foliaire totale des trois arbres a été testé.

(P) L'effet de la position du point d'insertion des feuilles sur la pousse annuelle a été testé sur les trois couronnes du scénario de référence (P_{ref}). La position relative $Pn_{i,j}$ de chaque nœud i d'une pousse feuillée j a été estimée par interpolation entre la base ($Pn_{0,j}=0$) et l'apex ($Pn_{imax,j}=1$) des pousses en utilisant la régression précédemment établie entre la longueur des entrenœuds et leur rang relatif. Quatre scénarios alternatifs ont été testés. (i) La modalité P_{uni} correspond à une distribution équidistante des points d'insertion des feuilles le long des pousses annuelles. Les trois autres scénarios positionnent les feuilles à l'intérieur d'une boîte englobante (BB) ajustée à l'échelle (ii) de la pousse annuelle, (iii) de la branche et (iv) de la couronne (figure IV-5). Les BB sont des parallélépipèdes orientés selon les axes du repère utilisé pour reconstruire les couronnes 3D. Dans un premier temps, les BB ont été construites à l'échelle des pousses (P_{Bsh}). Les coordonnées des BB à cette échelle ont été déterminées à partir des coordonnées géométriques du point d'insertion et du sommet de l'ensemble des

Tableau IV-2. Résumé des différents scénarios testés pour chaque variable. 100 couronnes ont été générées stochastiquement pour chaque scénario.

Variable	Description
Référence	
$A_{ref}, N_{ref}, P_{ref}, O_{ref}, I_{ref}, S_{ref}$	toutes les variables sont égales aux valeurs de référence
Surface foliaire (A)	
A_{ref}	A est estimée avec l'équation [1]
A_{min}	chaque A est sous estimée de 10%
A_{max}	chaque A est sur estimée de 10%
A_{nm}	erreur gaussienne de plus ou moins 10% pour chaque A
A_{thr}	A est estimée avec l'équation [2]
Nombre de feuilles par PA (N)	
N_{ref}	mesuré <i>in situ</i>
N_{all}	estimé avec l'équation [3] basé sur la longueur des PA
N_{allD}	estimé avec l'équation [4] basé sur le diamètre des PA
Position des feuilles (P)	
P_{ref}	estimée avec l'équation [5]
P_{uni}	distribué uniformément entre la base et le sommet des PA
P_{Bsh}	distribuée uniformément dans un boite englobant les PA
P_{Bbr}	distribuée uniformément dans un boite englobant les branches
P_{Bcr}	distribuée uniformément dans un boite englobant la couronne entière
Orientation des feuilles (O)	
O_{ref}	estimée à partir de la distribution de ψ , θ et ϕ mesurée sur un échantillon de feuilles digitalisées
O_{pla}	estimée à partir de la distribution théorique plagiophile
O_{uni}	estimée à partir de la distribution théorique uniforme
Inclinaison des folioles (I)	
I_{ref}	mesurée sur un échantillon
I_{pla}	le symbole feuille est plat
Forme des feuilles (S)	
S_{ref}	si $L_j \leq 5cm$: le symbole feuille est composé de 11 folioles
	si $L_j > 5cm$: le symbole feuille est composé de 13 folioles
	le symbole feuille est composé de 13 folioles
S_{com}	le symbole feuille est composé d'un limbe simple (de forme hexagonale)
S_{sim}	

feuilles portées par la pousse. Dans un deuxième temps, les BB à l'échelle des branches (P_{Bsh}) ont été définies comme l'union (au sens géométrique) des boîtes à l'échelle des pousses portées (au sens topologique) par la branche considérée. Puis, la BB de la couronne (P_{Bbr}) a été définie comme l'union des BB à l'échelle des branches. Les caractéristiques géométriques des feuilles sont celles du scénario de référence (voir tableau IV-2).

(O) L'orientation des feuilles portées par les trois couronnes du scénario de référence (O_{ref}) a été estimée à partir d'un tirage aléatoire dans deux lois normales ajustées aux distributions de θ et ϕ digitalisées. La distribution de l'azimut ψ des feuilles digitalisées étant uniforme (annexe 4), cet angle a été tiré dans une loi uniforme bornée entre -180° et $+180^\circ$. Deux scénarios alternatifs ont été testés. Les modalités O_{pla} et O_{uni} simulent respectivement l'orientation des feuilles à partir des distributions foliaires théoriques plagiophile et uniforme définies par de Wit (1965).

(I) L'inclinaison des folioles ($\lambda_{leaflet}$) portées par les feuilles des trois couronnes du scénario de référence (I_{ref}) a été estimée à partir des valeurs moyennes mesurées sur un échantillon de feuilles. Une valeur moyenne de $\lambda_{leaflet}$ a été déterminée pour la foliole terminale, les deux folioles basales et les folioles intermédiaires, en distinguant les feuilles portées par des pousses courtes et longues. Ces valeurs ont été utilisées pour construire le symbole des feuilles de référence (figure IV-6a et b). Un scénario alternatif (I_{pla}) a consisté à utiliser des folioles situées dans un plan unique (figure IV-6c et d), i.e. $\lambda_{leaflet} = 180^\circ$.

(S) Le nombre des folioles portées par les feuilles des trois couronnes du scénario de référence (S_{ref}) a été estimé à partir de la longueur des pousses annuelles portant ces feuilles. En effet, les feuilles des Noyers hybrides sont composées d'un nombre impair de folioles (composée imparipennée) et leur morphologie varie au sein de la couronne (Sabatier, 1999). Les pousses d'une longueur inférieure ou égale à 5 cm portent des feuilles à 11 folioles et les pousses longues 13 folioles. Deux scénarios alternatifs ont été testés. Les deux modalités de simplification de la forme du limbe consistent à utiliser soit un symbole unique composé de 13 folioles (figure IV-6a) (S_{com}) soit un symbole réduit à un seul polygone (figure IV-6e) (S_{sim}).

2.4 Simulation du bilan radiatif

2.4.1 Modèles utilisés

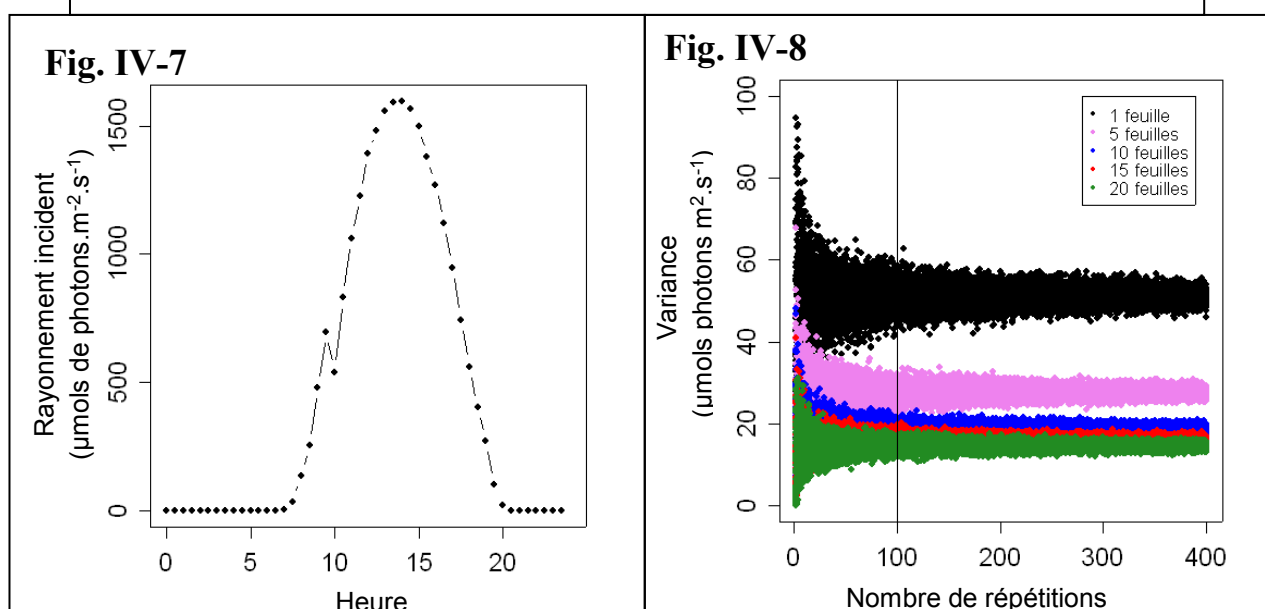
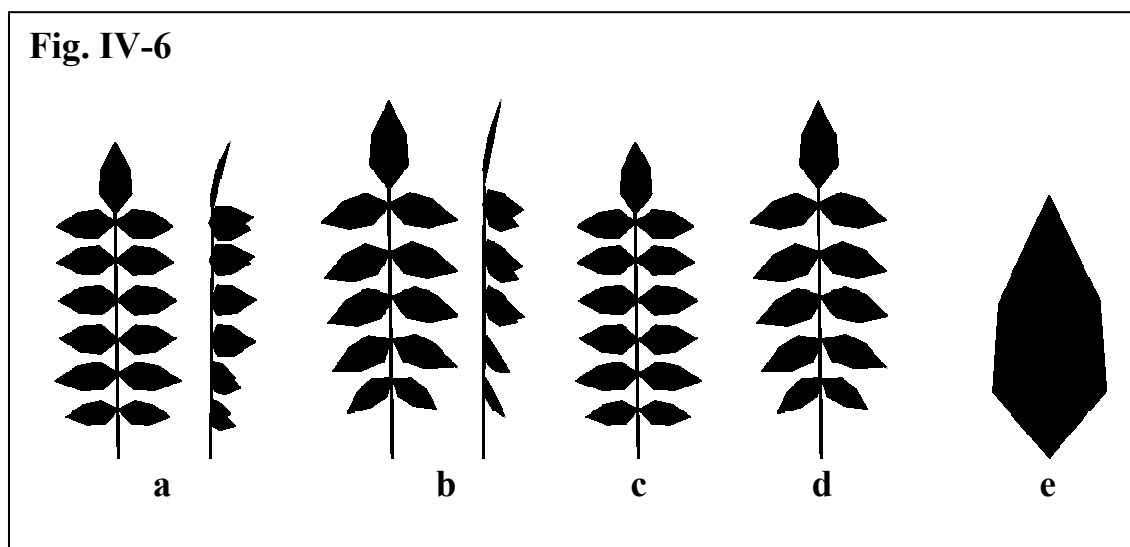


Figure IV-6. Symboles feuille utilisés pour tester l'effet de l'orientation des folioles et de la forme du limbe sur les éclaircissements foliaires. Les simulations *Iref* et *Sref* utilisent les symboles (a) et (b) pour les pousses longues (longueur >5 cm) et les pousses courtes (longueur ≤ 5 cm), respectivement. La simulation *Ipla* utilise les symboles (c) et (d) pour les pousses longues et les pousses courtes, respectivement. Les scénarios *Scom* et *Ssim* utilisent les symboles (a) et (e), respectivement. (a) et (b) représentent une vue du dessus et une vue latérale des symboles feuille, (c), (d) et (e) représentent seulement une vue du dessus car les symboles feuille sont plats. Les symboles représentés ont la même surface.

Figure IV-7. Évolution du rayonnement incident mesuré au cours d'une journée non nuageuse (7 septembre 1999) à Montpellier (France). Données météorologiques employées pour l'ensemble des simulations.

Figure IV-8. Variance des éclaircissements foliaires ($\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) en fonction du nombre de répétitions des simulations. Les éclaircissements sont calculés pour 1, 5, 10, 15 et 20 feuilles placées aléatoirement (position et géométrie) dans un cube de densité foliaire égale à celle estimée dans la couronne de l'arbre ($\text{LAD} = 1.4 \text{ m}^2.\text{m}^{-3}$). Une procédure de type bootstrap a été utilisée pour calculer la variance.

Les simulations radiatives ont été réalisées avec le modèle Archimed⁷ qui est une plateforme de simulation regroupant des modèles biophysiques, incluant un modèle de transfert radiatif décrit par Dauzat et Eroy (1997) et par Chenu *et al.* (2005). Le principe des simulations repose sur le calcul numérique de l'interception de flux radiatifs directionnels sur des plantes virtuelles tridimensionnelles. Le rayonnement incident est ainsi assimilé à un ensemble de 46 flux directionnels selon la discrétisation de la voûte céleste proposée par Den Dulk (1989). Pour faciliter l'interprétation des résultats, les simulations radiatives ont été réalisées sur des arbres isolés, i.e. sans ombre portée par les arbres voisins. Les structures ligneuses n'ont pas été prises en compte pour limiter les temps de calcul. Le rayonnement direct et diffus a été calculé à partir des valeurs de rayonnement global incident et redistribué selon les 46 secteurs tel que cela est décrit par Dauzat *et al.* (2001).

2.4.2 Conditions radiatives

Afin de simplifier l'analyse des résultats, seuls sont présentés ici les bilans radiatifs à l'échelle de la journée. Par ailleurs, dans la mesure où le rayonnement rediffusé dépend de l'environnement de l'arbre et de la bande spectrale considérée (par exemple PAR ou NIR), les bilans ont été restreints à l'interception du rayonnement incident, direct et diffus.

Les variations journalières des éclairagements foliaires sont maximales par temps ensoleillé du fait de la forte proportion de rayonnement direct. Afin de mettre en évidence les différences entre scénarios, nous avons choisi de calculer les bilans radiatifs pour une journée ensoleillée et sans nuages (le 7 septembre 1999 à Restinclières, Sud de la France). Durant cette journée, le rayonnement incident moyen était égal à $474.7 \mu\text{mol.s.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (figure IV-7).

2.4.3 Nombre de répétitions

Afin de s'affranchir de la variabilité liée au mode de simulation stochastique de diverses caractéristiques des couronnes, plusieurs simulations d'un même scénario de reconstruction ont été répétées. Un test préliminaire comportant 400 répétitions pour 1, 5, 10, 15 et 20 feuilles distribuées aléatoirement (position et orientation) dans un cube a montré que l'écart-type des éclairagements foliaires décroît avec l'augmentation du nombre de feuilles dans la boîte et qu'il se stabilise au-delà de 100 répétitions, quel que soit le nombre de feuilles (figure IV-8). Un seuil de 100 répétitions a donc été retenu pour chaque scénario.

⁷ Le principe du modèle de transfert radiatif de la plateforme Archimed est détaillé dans le chapitre 3.

2.4.4 Variables analysées

Le rayonnement intercepté par une couronne est l'un des facteurs environnementaux majeurs qui conditionne à la fois la photosynthèse (Green *et al.* 2003) et la température des feuilles. Ce paramètre a donc été retenu pour évaluer les différents scénarios de reconstruction des couronnes. Le rayonnement photosynthétique actif total intercepté par chacune des couronnes (I_{PAR}) a été calculé pour chaque scénario de simulation, à partir de l'éclairement foliaire (irr_i) et de la surface foliaire (A_i) de chaque feuille i :

$$I_{PAR} = \sum_i irr_i \times A_i$$

La réponse de l'activité photosynthétique au rayonnement intercepté étant non linéaire, il est préférable de décrire le rayonnement intercepté par un organe grâce à des distributions statistiques plutôt que par des valeurs moyennes (Chelle 2005). En plus des valeurs moyennes, nous avons donc retenu la distribution des éclaircements foliaires relatifs ($rPPFD$) pour comparer les résultats des différents scénarios de reconstruction de la couronne. Soit $PPFD$ l'éclairement incident, l'éclairement relatif de la feuille i ($rPPFD_i$) s'écrit :

$$rPPFD_i = \frac{irr_i}{PPFD}$$

Nous avons également calculé l'efficacité d'interception du rayonnement (STAR, Silhouette To Total Area Ratio) intégré sur la voûte céleste (\overline{STAR}) pour chaque couronne. \overline{STAR} est une variable intégrative permettant de comparer les propriétés radiatives de plantes virtuelles tridimensionnelles. Etant donné que le rayonnement rediffusé n'a pas été pris en compte dans le calcul de I_{PAR} , la variable \overline{STAR} peut être calculée de la manière suivante :

$$\overline{STAR} = \frac{I_{PAR}}{PPFD \times \sum_i A_i}$$

2.5 Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel « R » (Ihaka et Gentleman 1996). Les valeurs moyennes et les écart-types du rayonnement intercepté ont été calculées. Les tests de comparaison de moyennes ont été réalisés avec le test de Student avec une correction pour les comparaisons multiples (pairwise test). Les distributions de la longueur des pousses ont

Fig. IV-9

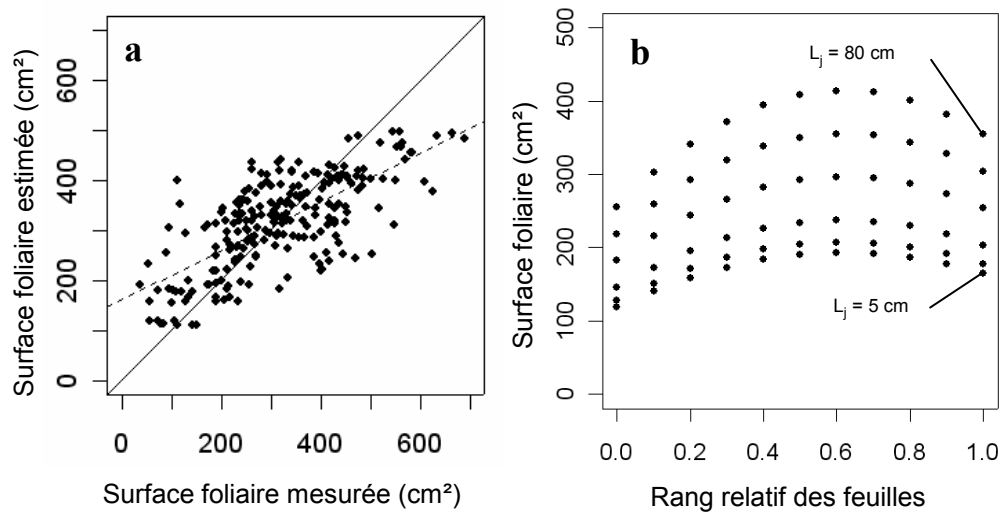


Figure IV-9. (a) : Comparaison de la surface foliaire estimée par le modèle vs. la surface foliaire mesurée. Trait plein : $y=x$; Trait pointillé : régression linéaire $y=0.49x+162.19$. (b) : Surface foliaire estimée par le modèle pour des pousses annuelles d'une longueur de 5, 10, 20, 40, 60 et 80 cm en fonction du rang relatif de la feuille.

été comparées avec le test non paramétrique de Kolmogorov-Smirnov. Les procédures « non linear least squares » (nls) et « fitting linear models » (lm) ont été utilisées pour ajuster les différents modèles aux données. Chaque paramètre des modèles ont été testé afin de vérifier si leur valeur était significativement différente de zéro. Le seuil de rejet de l'hypothèse nulle a été fixé à 5%.

3 Résultats

Dans un premier temps, les relations allométriques et les distributions statistiques utilisées pour reconstruire les couronnes sont détaillées, ainsi que leur influence sur la structure des couronnes. Dans un deuxième temps, l'influence des variables analysées sur le bilan radiatif total des arbres et sur l'éclairement foliaire est présentée.

3.1 Analyse des variables biométriques

3.1.1 Différence entre les trois arbres

Les paramètres de structure des trois couronnes sont différents (tableau IV-1). En effet, C1, C2 et C3 sont des couronnes de taille croissante en terme de hauteur de couronne, de nombre de pousses feuillées, de nombre de feuilles portées et de surface foliaire totale. Les distributions de la longueur des pousses annuelles ne sont pas significativement différentes (Kolmogorov-Smirnov, $P < 0.05$). La densité de surface foliaire (LAD) diffère entre les trois couronnes, de $1.00 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-3}$ pour la plus petite couronne à $2.38 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-3}$ pour la plus grande.

3.1.2 Relations allométriques et distributions statistiques

(A) La surface individuelle d'une feuille A_{ij} a pu être estimée à partir de deux approches alternatives :

- Une relation allométrique reliant la surface individuelle d'une feuille A_{ij} à la longueur de la pousse L_j et au rang de la feuille R_{ij} (scénario A_{ref} - équation 1, tableau IV-3). Elle rend compte de l'effet linéaire de L_j sur la surface foliaire totale portée par j et de l'effet non linéaire de R_{ij} sur A_{ij} (figure IV-9a). Les trois paramètres estimés sont statistiquement significatifs ($P < 0.05$) et la valeur de r^2 est de 0.50 ($n=225$). L'équation de la droite de régression de la surface foliaire estimée vs surface foliaire mesurée (figure IV-9b) est $y = 0.49x + 162.19$ avec $r^2 = 0.50$ et $P < 0.05$ ($n=225$). Le coefficient directeur de cette droite de

Tableau IV-3. Equations allométriques et distributions statistiques utilisées pour reconstruire les couronnes. Le coefficient de détermination (r^2) et la taille de l'échantillon (n) utilisé sont précisés pour les équations allométriques.

Variable estimée	Scénario	Equation	r^2	n
Surface foliaire	A_{ref}	[1] $A_{ij}(L_j, R_{ij}) = (3.0L_j + 177.8) \times (1 - (R_{ij} - 0.6)^2)$	0.50	225
	A_{thr}	[2] $\begin{cases} A_{ij} \sim N(137.71; 53.31), \text{ if } L_j \leq 5 \text{ cm} \\ A_{ij} \sim N(330.39; 126.47), \text{ if } L_j > 5 \text{ cm} \end{cases}$	-	194
Nombre de feuilles par PA	N_{all}	[3] $N_j = (0.14L_j \times 5.49) \times (1 - \exp(-L_j/2.20))$	0.72	871
	N_{allD}	[4] $\begin{cases} N_j = 9.22 \times D_j - 0.70, \text{ if } D_j \geq 0.3 \text{ cm} \\ N_j = 0, \text{ if } D_j < 0.3 \text{ cm} \end{cases}$	0.58	641
Longueur des entre-nœuds	P_{ref}	[5] $Pn_{ij} = -4.38R_{ij}^3 + 6.51R_{ij}^2 - 1.21R_{ij} + 0.04$	0.99	23
Orientation des feuilles	O_{ref}	[6] $\begin{cases} \psi \sim U(-180.0; 180.0) \\ \theta \sim N(4.0; 35.0) \\ \phi \sim N(-2.0; 33.0) \end{cases}$	-	397
		[7] $\begin{cases} 112^\circ \leq \lambda_{leaflet} \leq 152^\circ, \text{ if } L_j \leq 5 \text{ cm} \\ 126^\circ \leq \lambda_{leaflet} \leq 158^\circ, \text{ if } L_j > 5 \text{ cm} \end{cases}$	-	61
Inclinaison des folioles	S_{ref}		-	48
Nombre de folioles	S_{ref}	[8] $\begin{cases} N_{leaflet} = 11.72 \pm 1.32, \text{ if } L_j \leq 5 \text{ cm} \\ N_{leaflet} = 13.36 \pm 1.18, \text{ if } L_j > 5 \text{ cm} \end{cases}$	-	61
			-	48

Pour les abréviations, se reporter à la liste dans le texte. $N(\mu; \sigma)$ est une distribution normale de moyenne μ et de variance σ , $U(a; b)$ est une distribution uniforme sur l'intervalle $[a; b]$.

régression montre que le modèle utilisé comme référence pour estimer la surface foliaire individuelle (équation 1, tableau IV-3) surestime les faibles surfaces foliaires et sous-estime les surfaces foliaires élevées. D'autres ajustements ont été testés mais ils n'ont pas permis d'améliorer l'estimation de la surface foliaire.

- Le tirage aléatoire de la surface de la feuille A_{ij} dans deux distributions normales (scénario A_{thr}) respectivement pour les feuilles portées par des pousses courtes et portées par des pousses longues. En se basant sur Sabatier (1999), le seuil entre pousses longues et pousses courtes a été fixé à 5 cm. Les paramètres (moyenne et écart-type) des deux distributions ont été estimés à partir du jeu de données mesurées (équation 2, tableau IV-3).

(N) Le nombre de feuilles par pousse N_j a également pu être estimé de deux manières différentes:

- L'estimation du nombre de feuilles par pousse N_j à partir de la longueur de la pousse annuelle L_j (scénario N_{all} - équation 3, tableau IV-3). Les trois paramètres estimés sont statistiquement significatifs ($P < 0.05$) et la valeur de r^2 est de 0.72 ($n=871$).
- L'estimation du nombre de feuilles à partir de du diamètre basal de la pousse annuelle D_j (scénario N_{alD} - équation 4, tableau IV-3). Les deux paramètres estimés sont statistiquement significatifs ($P < 0.05$) et la valeur de r^2 est de 0.58 ($n=641$).

(P) La position des nœuds $Pn_{i,j}$ sur la pousse j a pu être approchée par une relation polynomiale sur le rang relatif du nœud R_{ij} (scénario P_{ref} - équation 5, tableau IV-3). La valeur de r^2 est de 0.99 ($n=23$).

(O) L'orientation des feuilles a pu être estimée par trois distributions statistiques simples (équation 6, tableau IV-3). L'azimut (ψ) suit une loi uniforme bornée entre -180° et 180° . L'élévation (θ) et le roulis (ϕ) ont été ajustés grâce à deux lois normales de paramètres (4.0 ; 35.0) et (-2.0 ; 33.0) respectivement.

(I) La distribution des angles de folioles λ_{leaflet} a pu être décrite à l'aide de deux distributions uniformes : les valeurs des angles λ_{leaflet} varient entre 112° et 152° pour les feuilles portées par des pousses courtes, et entre 126° et 158° pour les feuilles portées par des pousses longues (équation 7, tableau IV-3).

(S) Le nombre moyen de folioles mesuré sur des feuilles prélevées sur des pousses courtes et longues est respectivement de 11.72 ± 1.32 et de 13.36 ± 1.18 (équation 8, tableau IV-3). Pour le scénario de référence, des feuilles composées de 11 et 13 folioles ont donc été choisies.

3.1.3 Impact sur la structure de la couronne

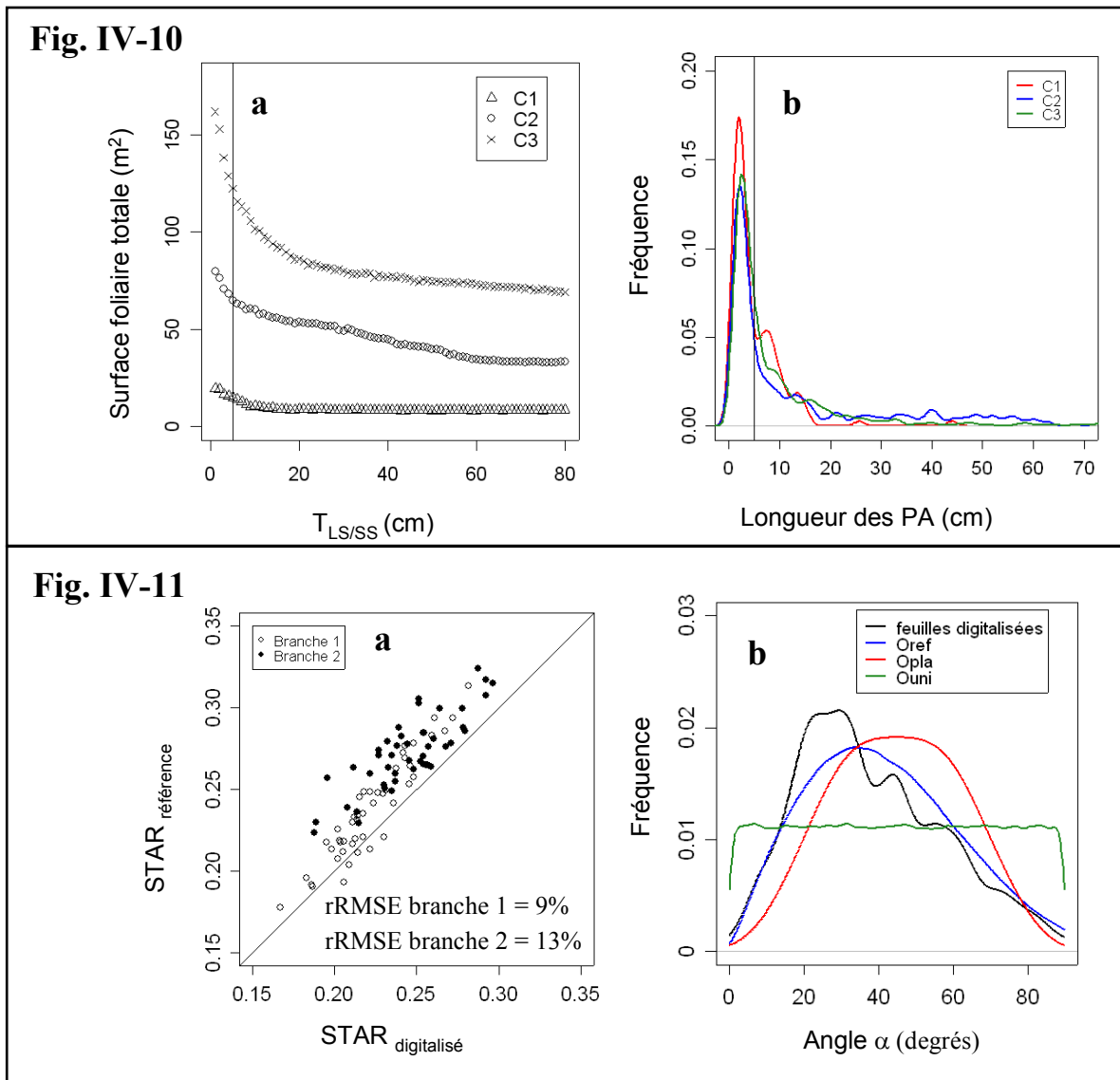


Figure IV-10. (a) : Surface foliaire totale des couronnes C1, C2 et C3 en fonction de la valeur du seuil pousse courte / pousse longue. ($T_{LS/SS}$). (b) : Distribution de la longueur des pousses annuelles des couronnes C1, C2 et C3. La ligne verticale représente une valeur du seuil égale à 5 cm.

Figure IV-11. (a) Comparaison de l'efficacité d'interception (STAR) de deux branches digitalisées à l'échelle des feuilles et reconstruit selon le scénario de référence (se reporter au tableau 2). La branche 1 est une branche basse de la couronne C2 ; elle est composée de 52 pousses annuelles feuillées et de 263 feuilles. La branche 2 est une branche haute de la couronne C2 ; elle est composée de 26 pousses annuelles feuillées et de 134 feuilles. La variable STAR a été calculée avec le logiciel VegeSTAR3.1 (Adam, 2004) pour chacun des 46 secteurs définis par la discrétisation de la voûte céleste selon Den Dulk (1989). (b) Distribution de l'angle α d'inclinaison de la normale de la feuille avec la verticale en fonction du scénario de reconstruction de l'orientation des feuilles et pour les feuilles digitalisées.

La surface individuelle des feuilles a d'abord été calculée en utilisant les relations allométriques du scénario de référence (A_{ref}). L'introduction d'une erreur gaussienne de plus ou moins 10% (A_{mm}) pour chaque surface foliaire individuelle modifie très faiblement la surface foliaire totale (tableau IV-4). En revanche, la reconstruction de la surface foliaire en utilisant des distributions Gaussiennes pour les feuilles portées respectivement par des pousses courtes et des pousses longues (A_{thr}) modifie fortement la surface foliaire totale portée par les trois couronnes. Le scénario A_{thr} entraîne une augmentation de la surface foliaire totale de 45, 26 et 33% pour C1, C2 et C3, respectivement par rapport au scénario de référence (tableau IV-4).

Afin d'étudier l'influence de la valeur du seuil de longueur séparant les pousses courtes des pousses longues, nous avons représenté l'évolution de la surface foliaire totale des couronnes en fonction du seuil. La surface foliaire totale des trois couronnes varie fortement aux alentours du seuil de 5 cm choisi d'après des critères botaniques (figure IV-10a). La figure IV-10b représente en parallèle la distribution de la longueur des pousses annuelles feuillées de C1, C2 et C3.

Le nombre de feuilles utilisées dans le scénario de référence correspond au nombre exact de feuilles observé sur le terrain pour chaque arbre. L'utilisation d'une relation allométrique basée sur la longueur des pousses annuelles (N_{all}) entraîne une surestimation de 11, 1 et 6% du nombre total de feuilles portées respectivement par C1, C2 et C3 (tableau IV-4). L'estimation du nombre de feuilles à partir du diamètre basal (N_{alD}) entraîne une sous estimation de 12% du nombre total de feuilles de C2 et une surestimation de 10% du nombre total de feuilles de C3.

3.2 Effet de la position et de l'orientation des feuilles sur l'interception de la lumière par les branches maîtresses.

Les valeurs de STAR calculées pour les deux branches reconstruites selon le scénario de référence ($STAR_{reference}$) sont proches des valeurs mesurées ($STAR_{digitised}$) (figure IV-11a). Le fait que les points se situent au-dessus la droite $y=x$ indiquent que la simulation de la position et de l'orientation des feuilles utilisée dans le scénario de référence surestime le rayonnement intercepté à l'échelle d'une branche. Les erreurs relatives moyennes (Relative Root Mean Squared Error) calculées pour la branche 1 et la branche 2 sont respectivement égales à 9% et 13%. Notons que la distribution de l'angle α mesuré ne se superpose pas exactement sur celle du scénario de référence (figure IV-11b), mais qu'elle s'en rapproche plus que celle des scénarios plagiophile (O_{pla}) et uniforme (O_{uni}). La distribution théorique O_{pla} a le même profil d'évolution que la distribution mesurée et O_{ref} . En revanche, O_{uni} ne reproduit pas le même

Tableau IV-4. Surface foliaire totale (m^2) des couronnes reconstruites selon les scénarios A_{ref} , A_{min} , A_{max} , A_{mm} et A_{thr} et nombre de feuilles total pour les couronnes reconstruites selon les scénarios N_{ref} , N_{all} , N_{alD} . Les valeurs entre parenthèses sont les différences entre la valeur et celle du scénario de référence, exprimées en pourcentage.

Variable	C1	C2	C3
Surface foliaire (m^2)			
A_{ref}	10.65	51.23	95.14
A_{min}	9.58 (-10)	46.11 (-10)	85.62 (-10)
A_{max}	11.71 (+10)	56.35 (10)	104.65 (10)
A_{mm}	10.60±0.06 (0)	51.26±0.13 (0)	95.06±0.18 (0)
A_{thr}	15.48±0.42 (+45)	64.66±0.50 (+26)	126.62±0.80 (+33)
Nombre de feuilles par couronne			
N_{ref}	614	2397	4943
N_{all}	680 (+11)	2424 (+1)	5256 (+6)
N_{alD}	-	2105 (-12)	5429 (+10)

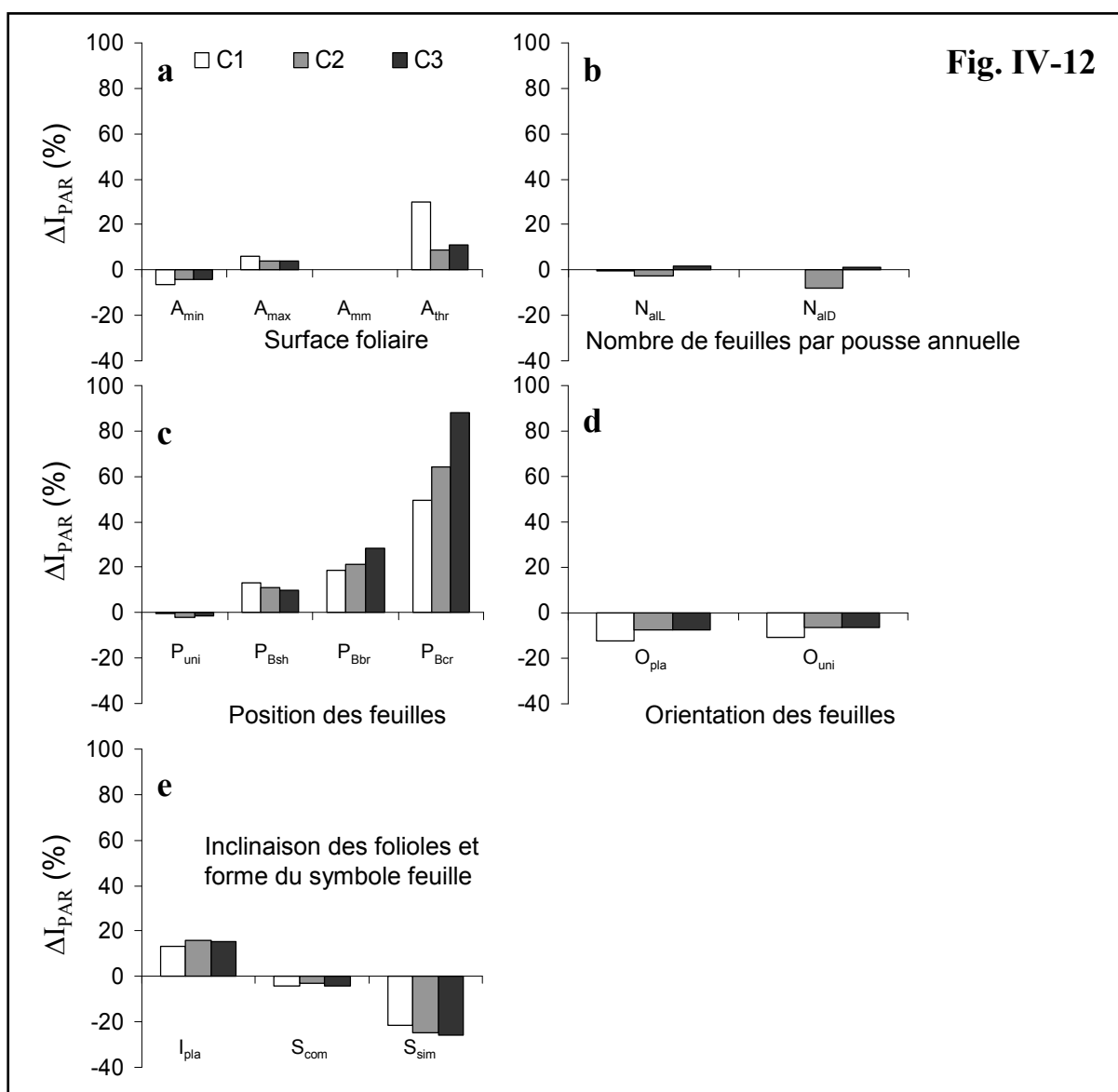


Figure IV-12. Différence de rayonnement total intercepté (ΔI_{PAR}) entre les scénarios alternatifs et le scénario de référence, exprimée en pourcentage. Les six variables analysées sont présentées : (A) la surface foliaire, (N) le nombre de feuille par pousse annuelle, (P) la position et (O) l'orientation des feuilles, (I-S) l'inclinaison des folioles et la forme du limbe.

profil d'évolution que la distribution mesurée et O_{ref} . La simulation de la position et de l'orientation des feuilles utilisée dans le scénario de référence a été considérée comme satisfaisante pour reconstruire ces deux paramètres pour des couronnes de plus grande taille.

3.3 Impact sur le bilan radiatif à l'échelle de l'arbre

3.3.1 Scénario de référence

Les différences de structure entre les trois couronnes se traduisent par des propriétés radiatives contrastées. La couronne C3 intercepte 5.6 fois plus de rayonnement que C1 et 1.7 fois plus que C2 (annexe 5). L'éclairement foliaire moyen de C3 est 1.7 fois plus faible que celui C1 et 1.1 fois plus faible que C2. Les valeurs de \overline{STAR} de C1, C2 et C3 sont égales à 0.46, 0.32 et 0.29, respectivement.

3.3.2 (A) Surface foliaire

Une diminution des surfaces foliaires individuelles de 10% par rapport au scénario de référence (A_{min}) entraîne une diminution du rayonnement total intercepté de 7, 4 et 4% pour C1, C2 et C3, respectivement (figure IV-12A). Dans le même temps, on constate une augmentation des éclairagements foliaires moyens (annexe 5). La tendance inverse est observée pour A_{max} . L'introduction d'une erreur gaussienne de plus ou moins 10% (A_{mm}) pour chaque surface foliaire individuelle modifie très faiblement les propriétés radiatives des trois couronnes (figure IV-12A et annexe 5). La simulation de la surface foliaire à partir de différentes relations allométriques pour les feuilles portées par des pousses courtes ou longues (A_{thr}) augmente le rayonnement total intercepté de 30, 9 et 11% pour C1, C2 et C3, respectivement.

La distribution des éclairagements foliaires suit la même tendance pour les scénarios A_{min} et A_{max} que pour le scénario de référence, les courbes étant simplement décalées de 10% vers la droite ou la gauche. Les deux distributions sont superposées pour A_{mm} et pour A_{ref} . Par contre la distribution des éclairagements est très fortement décalée vers la gauche pour A_{thr} (figure IV-13A).

3.3.3 (N) Nombre de feuilles par pousse annuelle

Fig. IV-13

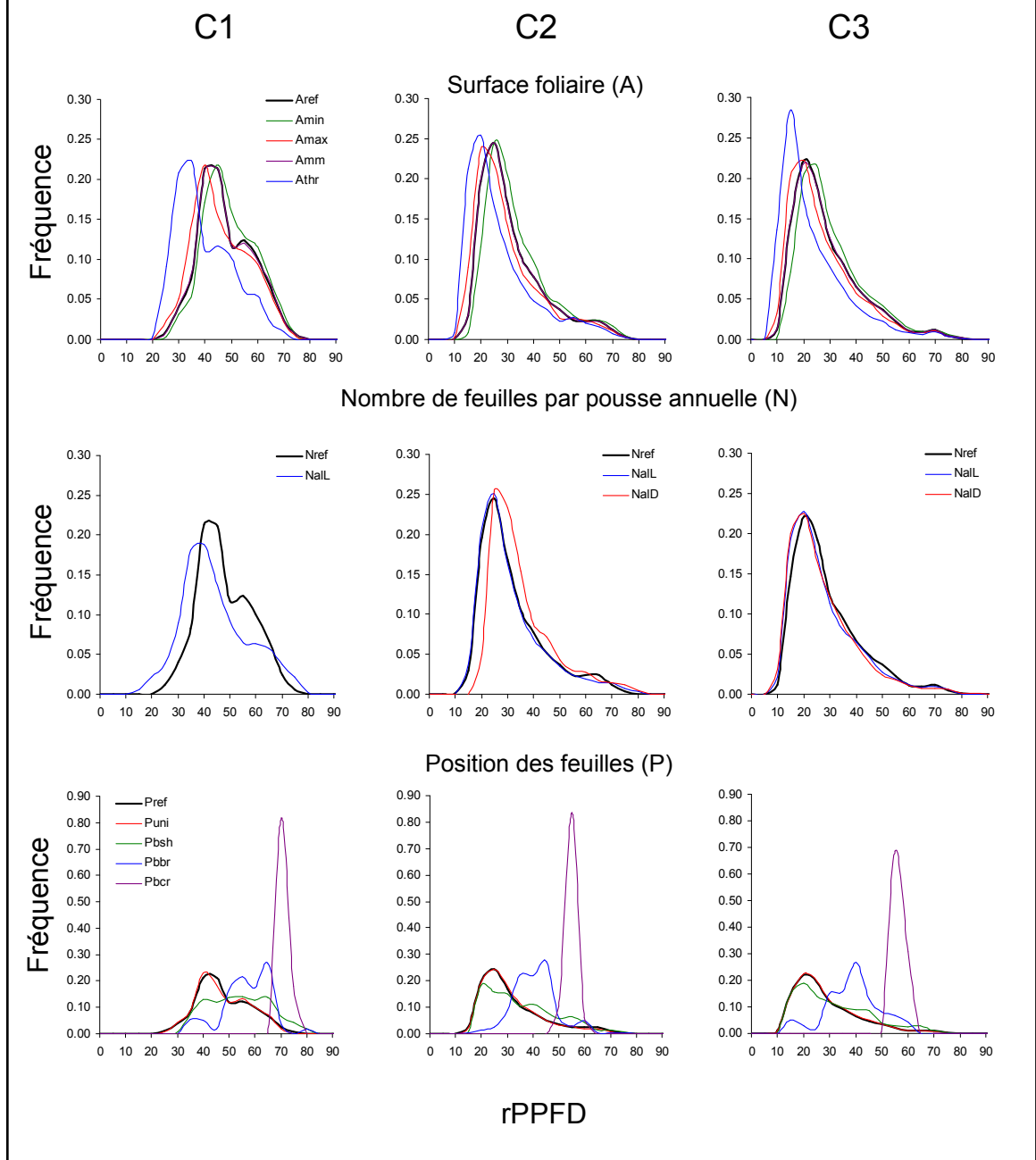


Figure IV-13. Distribution de la disponibilité en lumière (relative Photosynthetic Photon Flux Density, rPPFD, exprimée en pourcentage) calculée pour les couronnes C1, C2 et C3 en fonction des variables de structure analysées : (A) la surface foliaire, (N) le nombre de feuille par pousse, et (P) la position des feuilles. rPPFD est la distribution de $rPPFD_i$ où i est le nombre de feuille. Le trait plein de couleur noir représente rPPFD calculé pour le scénario de référence.

L'estimation du nombre de feuilles par pousse annuelle à partir de la longueur des pousses (N_{all}) sous-estime de 3% le rayonnement total intercepté par C2 et sous-estime de 2% le rayonnement total intercepté par C3 (figure IV-12N) par rapport à la mesure exhaustive du nombre de feuilles sur le terrain. Ce scénario ne modifie pas le rayonnement total intercepté par C1. L'estimation du nombre de feuilles par pousse annuelle à partir du diamètre des pousses (N_{alD}) sous estime le rayonnement total intercepté par C2 de 8% et surestime le rayonnement total intercepté par C3 de 1%.

Le scénario N_{all} modifie plus fortement la distribution des éclairagements foliaires relatifs sur C1 que sur C2 et C3 (figure IV-13N). L'écart le plus fort entre les scénarios testés et la référence est observé pour la couronne C2 avec le scénario N_{alD} . La reconstruction du nombre de feuilles de C1 selon N_{all} montre qu'un écart en terme d'éclairement foliaire (annexe 5 et figure IV-13N) ne se traduit pas systématiquement par un écart en terme de rayonnement total intercepté.

3.3.4 (P) Position du point d'insertion des feuilles

Le rayonnement total intercepté (figure IV-12P) et la distribution des éclairagements foliaires relatifs (figure IV-13P et annexe 5) sont très peu modifiés par une reconstruction de la position des feuilles selon une distribution uniforme P_{uni} par rapport à la position calculée avec le modèle polynomial. Les différences de rayonnement total intercepté et d'éclairement foliaire moyen entre P_{uni} et P_{ref} n'excèdent pas 2%. Les trois scénarios de reconstruction de la position des feuilles utilisant des boîtes englobantes (P_{Bsh} , P_{Bbr} et P_{Bcr}) surestiment le rayonnement total intercepté et l'éclairement foliaire moyen. Les différences de rayonnement total intercepté et d'éclairement foliaire moyen observées entre P_{ref} et P_{Bsh} sont proches (variant de 10 à 13%), pour les trois couronnes. En revanche, les différences entre P_{ref} et P_{Bbr} ou entre P_{ref} et P_{Bcr} augmentent avec la taille de la couronne (figure IV-12P). P_{Bbr} surestime le rayonnement total intercepté de 18, 22 et 28% pour C1, C2 et C3, respectivement. P_{Bcr} surestime le rayonnement total intercepté de 49, 64 et 88% pour C1, C2 et C3, respectivement. La figure IV-13P montre que la forme de la distribution des éclairagements foliaires relatifs varie fortement entre les trois scénarios P_{Bsh} , P_{Bbr} et P_{Bcr} . L'écart-type des éclairagements foliaires du scénario P_{Bcr} est plus faible que ceux des autres scénarios (annexe 5).

3.3.5 (O) Orientation des feuilles

Fig. IV-14

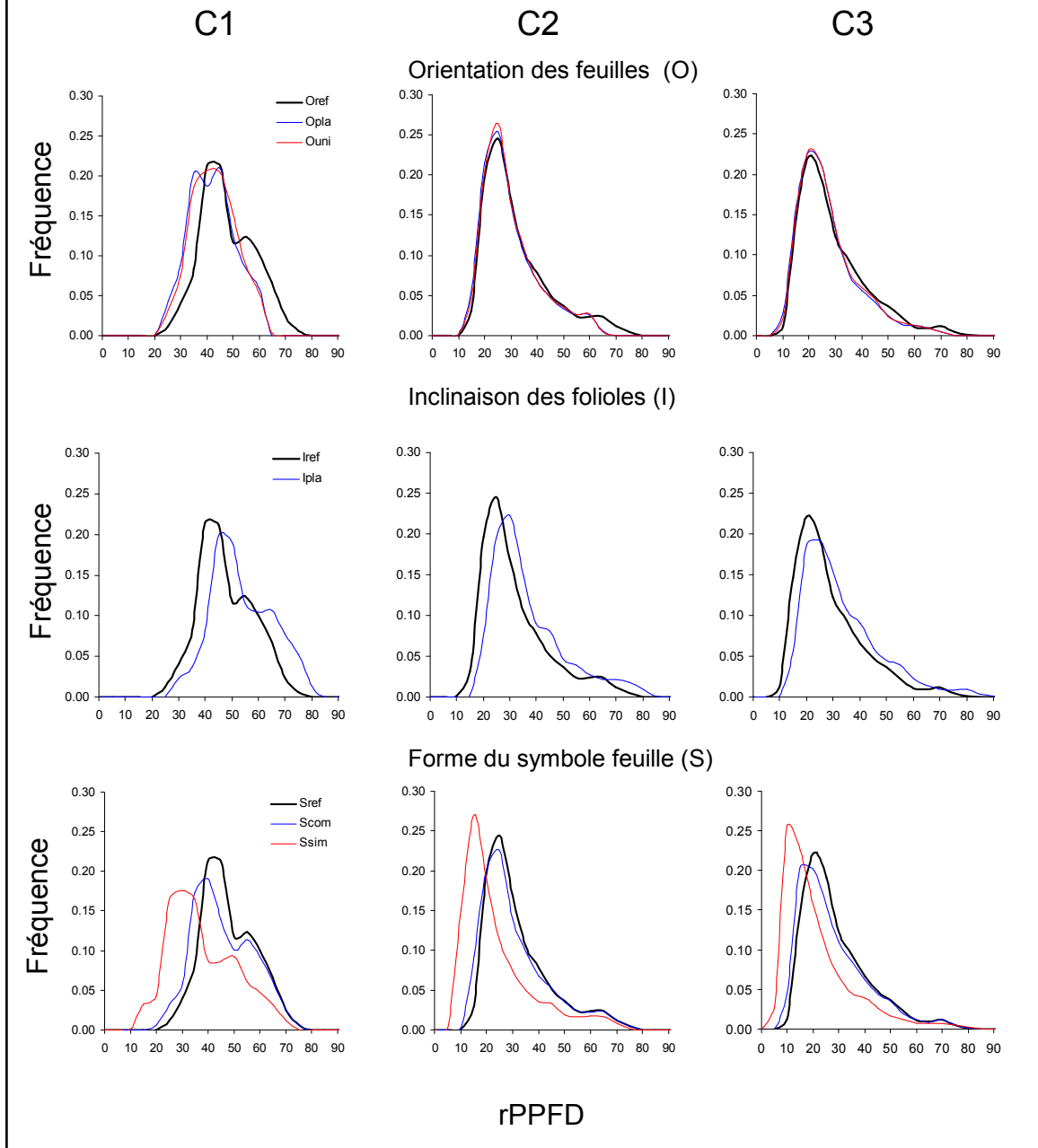


Figure IV-14. Distribution de la disponibilité en lumière (relative Photosynthetic Photon Flux Density, rPPFD, exprimée en pourcentage) calculée pour les couronnes C1, C2 et C3 en fonction des variables de structure analysées : (O) l'orientation des feuilles, (I) l'inclinaison des folioles, et (S) la forme du symbole feuille. rPPFD est la distribution de $rPPFD_i$ où i est le nombre de feuille. Le trait plein de couleur noir représente rPPFD calculé pour le scénario de référence.

La reconstruction de l'orientation des feuilles selon une distribution plagiophile (O_{pla}) entraîne une sous estimation du rayonnement total intercepté par C1, C2 et C3 de 12, 7 et 7%, respectivement (figure IV-12O). La reconstruction de l'orientation des feuilles selon une distribution uniforme (O_{uni}) modifie le rayonnement total intercepté d'un même ordre de grandeur puisque O_{uni} entraîne une sous estimation du rayonnement total intercepté par C1, C2 et C3 de 11, 7 et 7%, respectivement. Seule la distribution des éclairements foliaires relatifs de C1 est fortement modifiée par les scénarios O_{pla} et O_{uni} (figure IV-14O).

3.3.6 (I) Inclinaison des folioles

L'utilisation d'un symbole de feuille à géométrie plane (I_{pla}) augmente le rayonnement total intercepté par les couronnes entre 13% et 16%, quelle que soit leur taille (figure IV-12I et S). Cette simplification s'accompagne d'une augmentation des valeurs maximales des éclairements foliaires (figure IV-14I).

3.3.7 (S) Forme du limbe

La simplification de la forme du limbe (S_{com} et S_{sim}) s'accompagne d'une diminution du rayonnement total intercepté par les trois couronnes (figure IV-12I et S). Le rayonnement total intercepté des scénarios S_{com} et S_{sim} diminue de 4% et 22% respectivement pour C1, 3% et 25% pour C2, et 4 et 26% pour C3. La figure IV-14S montre que le scénario S_{sim} modifie fortement la distribution des éclairements foliaires relatifs à l'intérieur des couronnes, quelque soit leur taille.

4 Discussions

Le présent travail est centré sur la distribution des éclairements foliaires relatifs dans une perspective d'implémentation de modèle écophysologiques. Dans de telles applications, le calcul de la photosynthèse ou des températures foliaires dépend des propriétés géométriques des couronnes et des feuilles des arbres. De légères modifications de la géométrie ou de la position des feuilles peuvent avoir des répercussions importantes sur l'estimation de la photosynthèse ou des températures foliaires. Bien que les couronnes 3D virtuelles deviennent de plus en plus utilisées pour calculer des bilans radiatifs, l'impact des différentes simplifications couramment utilisées lors de leur reconstruction a rarement été évalué en combinaison et pour des couronnes de tailles différentes.

Le scénario de référence est basé principalement sur des mesures réalisées sur des échantillons de pousses et de feuilles parce que la mesure exhaustive de l'ensemble des variables étudiées constitue une quantité de travail considérable, impossible à réaliser en pratique. Les trois arbres mesurés diffèrent fortement en termes de hauteur, de surface foliaire totale et de densité de surface foliaire, ce qui conduit à des caractéristiques radiatives différentes. Bien que cette dernière variable n'ait pas été mesurée *in situ*, les valeurs estimées sont cohérentes avec d'autres études utilisant des techniques proches (Sinoquet *et al.* 1998 ; Farque *et al.* 2001 ; Sinoquet *et al.* 2001).

4.1 Surface foliaire

La simulation de la surface foliaire individuelle est un point délicat lors de la reconstruction d'une couronne car (i) il existe souvent une forte variabilité de celle-ci au sein de la couronne (Ashton *et al.* 1997 ; Richardson *et al.* 1999) et (ii) sa distribution spatiale influence directement le rayonnement total intercepté et transmis par la plante (Falster et Westoby 2003). La simulation de la surface foliaire pour reconstruire une plante virtuelle est généralement basée sur des relations allométriques. Les relations allométriques reliant la surface foliaire individuelle à des caractéristiques mesurées sur chaque feuille (longueur ou largeur de la feuille) permettent souvent d'expliquer une très forte partie de la variabilité observée ($0.83 < r^2 < 0.92$ pour des pêcheurs (Sonohat *et al.* 2006) ; $r^2 = 0.91$ pour des pommiers (Willaume *et al.* 2004)). Cependant, mesurer la longueur de chaque feuille peut-être une tâche très longue pour des couronnes de grandes tailles (C2 et C3 par exemple). Dans ce cas, l'utilisation d'une relation reliant la somme des surfaces foliaires des feuilles portées par une pousse annuelle ($A_j = \sum_i A_{ij}$) à son diamètre (Sinoquet *et al.* 1997) ou à sa longueur (Planchais et Sinoquet 1998 ; Massonnet 2004 ; Willaume *et al.* 2004) semble plus adéquate. À partir de cette valeur A_j estimée, la distribution des surfaces foliaires individuelles (A_i) le long de chaque pousse peut alors être estimée en rapportant A_j au nombre de feuilles portées par la pousse annuelle (estimé ou mesuré), ou en distribuant cette surface foliaire en fonction du rang relatif de la feuille sur la pousse (Casella et Sinoquet 2003 ; Sonohat *et al.* 2006). Les conséquences de ces simplifications sur le bilan radiatif n'ont pas été évaluées dans notre étude. En revanche, nos résultats montrent qu'une variabilité aléatoire de 10% lors de la reconstruction de la surface foliaire ne modifie pas le bilan radiatif à l'échelle de la couronne, même lorsque celle-ci est de petite taille (614 feuilles). Sonohat *et al.* (2006) ont obtenu les mêmes résultats en utilisant une approche similaire.

A_i est parfois estimée en fonction du type de pousse annuelle sur laquelle est située la feuille : Massonnet (2004) et Planchais (1998) distinguent par exemple les feuilles portées par les pousses annuelles courtes et longues et attribuent une surface moyenne aux feuilles portées

par chacune de ces deux catégories de pousses. Nos résultats montrent que la simulation de la surface foliaire basée sur un seuil déterminé de longueur (équation 2) modifie plus fortement les caractéristiques radiatives des couronnes simulées que des modifications de plus ou moins 10% de la surface foliaire estimée par un modèle continu (équation 1, figures IV-12A et IV-13A). Aussi, dans la mesure où la surface foliaire portée par ces deux types de pousses est significativement différente mais que celle-ci évolue graduellement en fonction de la longueur des pousses, la reconstruction de la surface foliaire basée sur ce seuil peut conduire à un biais important. Ce résultat ne remet pas en cause la notion de pousses courtes/longues qui caractérise des différences botaniques en termes de longueur d'entre-nœuds et de probabilité de porter des productions axillaires (Nicolini et Chanson 1999), mais son utilisation pour simuler la surface foliaire des pousses annuelles. Par ailleurs, cette méthode impose de fixer un seuil dont la valeur est difficile à fixer alors qu'elle conditionne fortement l'estimation de la surface foliaire totale de la couronne (figure IV-10a).

4.2 Agrégation du feuillage

Les modifications de la position des feuilles testées dans ce travail ont été réalisées indépendamment des paramètres d'orientation (ψ , θ , ϕ). Ainsi, seule l'agrégation du feuillage au sein de la couronne a été perturbée. Les simplifications réalisées à l'échelle des branches et de la couronne (P_{Bbr} et P_{Bcr}) ont fortement modifié la forme de la distribution des éclaircissements foliaires relatifs, quelle que soit la taille de la couronne (figure IV-13P). Le positionnement des feuilles dans des boîtes englobant les branches ou la couronne a diminué l'agrégation du feuillage car la distribution du feuillage au sein des boîtes a été définie comme aléatoire. Ceci explique l'augmentation du rayonnement total intercepté simulé. Ce résultat est en accord avec les travaux réalisés sur des couronnes théoriques (de Castro et Fetcher 1999) montrant une diminution du rayonnement transmis (donc une augmentation du rayonnement intercepté) pour des niveaux d'agrégation décroissants. En revanche, ces résultats diffèrent de ceux obtenus par Green *et al.* (2003). En effet, ces auteurs utilisent des ellipsoïdes tronqués contenant des feuilles réparties aléatoirement du point de vue de leur position et de leur orientation pour représenter la couronne de deux Pommiers. Ils constatent que la comparaison du rayonnement total intercepté simulé et mesuré au champ ne met pas en évidence de surestimation des valeurs simulées. Nos résultats montrent de plus que l'écart entre le scénario de référence et ces deux niveaux de simplification augmente avec la taille des couronnes. D'un point de vue pratique, ce résultat rappelle qu'une mauvaise représentation de l'agrégation du feuillage lors de la simulation du bilan radiatif de couronnes de tailles variables peut induire des erreurs non identiques entre les arbres.

La simplification réalisée à l'échelle des pousses annuelles (P_{Bsh} et P_{uni}) ne montre pas la même tendance que les résultats précédents. L'écart entre le scénario de référence et P_{Bsh} est peu affecté par la taille de la couronne et les distributions des éclairagements foliaires relatifs ont des formes similaires (annexe 5 et figure IV-13P). Ce résultat montre que, bien que la forme d'une boîte ne soit pas particulièrement adaptée à la description de l'agrégation du feuillage autour des pousses annuelles, le scénario P_{Bsh} permet de reproduire une agrégation du feuillage proche de la référence. Au sein des pousses annuelles, l'agrégation des feuilles est faiblement modifiée par le scénario P_{uni} . Une distribution uniforme de la longueur des entre-nœuds le long des pousses annuelles n'affecte pas les propriétés radiatives par rapport à la référence, quelle que soit la taille de la couronne.

Un travail récent sur l'évaluation des sources possibles d'agrégation du feuillage (Sinoquet *et al.* 2005) a rappelé que l'agrégation des feuilles à l'échelle locale a rarement été évalué directement. Chez les conifères, les aiguilles sont agrégées autour des pousses (Oker-Blom et Kellomäki 1983a). Chez les arbres à feuillage caduc, les résultats de Sinoquet *et al.* (2005) montrent une distribution aléatoire du feuillage à l'échelle locale. Nos résultats confirment que l'estimation de l'agrégation du feuillage au sein des pousses annuelles par une distribution aléatoire est satisfaisante, puisque la distribution des éclairagements foliaires relatifs de P_{Bsh} est proche de celle de la référence.

4.3 Orientation des feuilles

La simulation de l'orientation du feuillage du scénario de référence a été réalisée à partir de données mesurées sur un échantillon de feuilles. Notre procédure de simulation de l'orientation des feuilles est basée sur deux hypothèses : les valeurs de θ et de ϕ sont ajustées avec un modèle gaussien et ψ , θ et ϕ sont traités indépendamment.

La méthode employée ici est très proche de celle utilisée par Giuliani *et al.* (2005) pour la reconstruction de la couronne d'un Noyer à l'échelle des folioles. En effet, leur procédure appelée 'Random' est basée sur les mêmes hypothèses concernant la reconstruction de l'orientation des feuilles. Leurs résultats montrent que les couronnes 'Random' surestiment la proportion de la surface éclairée. Ils montrent également qu'une reconstruction traitant simultanément la simulation de ψ , θ et ϕ permet d'améliorer significativement la qualité des couronnes reconstruites.

La procédure de reconstruction de l'orientation des feuilles de cette étude ainsi que celle utilisée par Giuliani *et al.* (2005) estiment les angles ψ , θ et ϕ en valeurs absolues, i.e. exprimés par rapport à un repère $Oxyz$ orthonormé. Une autre alternative est de reconstruire

Fig. IV-15

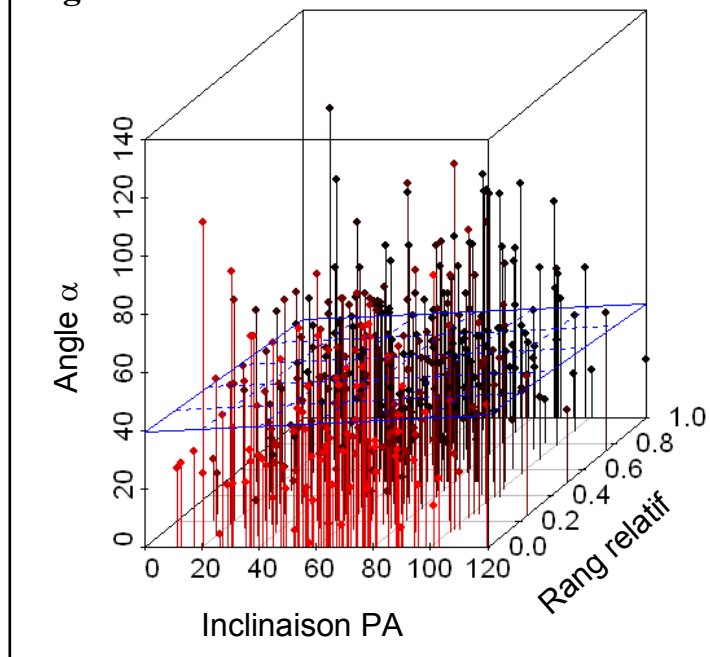


Figure IV-15. Angle α des feuilles (formé entre la verticale et la normale du plan moyen de la feuille) en fonction de l'inclinaison de la pousse annuelle porteuse par rapport à la verticale et du rang relatif de la feuille. Les coefficients du plan de régression indiqué (de la forme $\alpha = Cte \times \text{inclinaison PA} + Cte \times \text{Rang relatif} + \varepsilon$) ne sont pas significatifs.

l'orientation des feuilles relativement à la géométrie des éléments porteurs. Cette procédure a été récemment testée par Sonohat *et al.* (2006), et leurs résultats valident cette méthode de reconstruction. Cependant, étant donné les différentes caractéristiques entre les couronnes utilisées dans ces deux études, il est difficile d'évaluer le gain probable de cette approche. Une analyse exploratoire réalisée sur le jeu de données des feuilles digitalisées ($n=397$) ne nous a pas permis de mettre en évidence de relations simples entre l'angle α des feuilles (formé entre la verticale et la normale du plan moyen de la feuille), l'inclinaison de la pousse annuelle porteuse par rapport à la verticale et le rang relatif de la feuille (figure IV-15). Ceci peut s'expliquer par le fait que l'orientation du feuillage peut-être modulée par des conditions très locales, telles que l'espace disponible. Sekimura (1995) a montré dans une étude théorique que l'éclairement foliaire rapporté par feuille et par jour pour la phyllotaxie spiralée, verticillée et distique est très proche. Cependant, l'orientation réelle des feuilles s'éloigne parfois de l'orientation théorique. Ainsi que le mentionnent Sonohat *et al.* (2006), la prise en compte de l'occupation de l'espace dans la reconstruction de la géométrie du feuillage est encore irréaliste à l'heure actuelle.

Par ailleurs, bien que la référence ne soit pas constituée d'orientations mesurées mais simulées à partir d'un échantillon, nos résultats suggèrent que l'influence de l'orientation des feuilles diminue pour des couronnes de taille et de densité de surface foliaire croissantes. Dans la mesure où ψ , θ et ϕ peuvent être mesurés sur un échantillon de feuilles, notre méthode simple de simulation de ces trois angles permet de réduire de manière non négligeable (de 7 à 12%) l'erreur faite avec des couronnes reconstruites selon une distribution plagiophile des feuilles, qui est une hypothèse couramment employée par défaut.

4.4 Forme du limbe et inclinaison des folioles

Les deux types de simplification (inclinaison des folioles et forme du limbe) appliqués à la représentation des feuilles présentent des tendances opposées. En effet, la simplification considérant l'ensemble des folioles dans un même plan tend à augmenter le rayonnement total intercepté et les éclairissements foliaires moyens. En revanche, la simplification de la forme du limbe en un symbole simple diminue le rayonnement total intercepté et les éclairissements foliaires moyens.

La plupart des modèles 3D d'interception de la lumière représentent les feuilles simples par des surfaces planes (Pearcy et Yang 1996 ; Sinoquet *et al.* 1998 ; Takenaka *et al.* 1998 ; Giuliani *et al.* 2005 ; Pearcy *et al.* 2005 ; Sonohat *et al.* 2006). La description de feuilles composées dans des modèles 3D a rarement été réalisée. Lorsque la taille de la couronne et les conditions expérimentales le permettent, la position et l'orientation de chaque foliole peuvent

Fig. IV-16

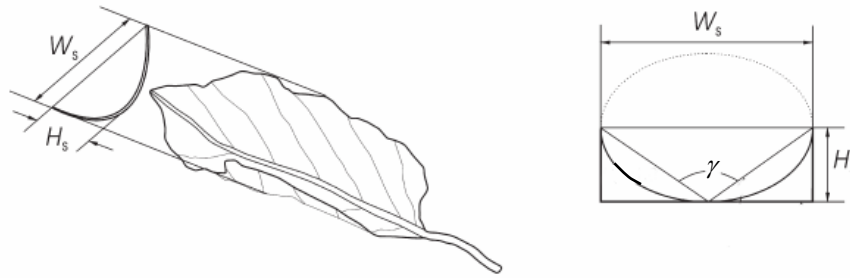


Figure IV-16. Représentation de l'angle γ d'inclinaison du limbe autour de la nervure centrale. γ est calculé à partir de la largeur maximale de la feuille (W_s) et de la hauteur maximale (H_s). Schéma modifié à partir de Fleck *et al.* (2003).

être mesurées par digitalisation (Giuliani *et al.* 2005), chaque foliole étant supposée plane. Les folioles sont alors considérées comme « des petites feuilles », *i.e.* la foliole est l'élément unitaire de représentation du feuillage. En revanche, quand le nombre de feuilles devient important, les feuilles composées sont souvent assimilées à un symbole représentant une feuille plane et portant un nombre fixe de folioles (Sinoquet et Rivet 1997).

La simplification de la forme du limbe (S_{com} et S_{sim}) réalisée dans cette étude présente deux intérêts. Premièrement, l'objectif est d'évaluer l'effet d'une simplification de la forme du limbe en vue d'utiliser des représentations de feuilles comportant un moins grand nombre de polygones (23 polygones pour une feuille composée, seulement 2 pour une feuille simple) afin de limiter le temps de calcul des simulations. Deuxièmement, il s'agit d'évaluer si, à surface foliaire constante, la forme composée du limbe permet de maximiser le rayonnement intercepté.

L'influence de la forme du limbe (ratio longueur/largeur) a été analysée d'un point de vue théorique sur des feuilles simples (Takenaka 1994a) et non sur des feuilles composées. Niinemets (1998) suggère que le « coût » de formation du feuillage n'est pas nécessairement différent entre les espèces à feuille simple et celles à feuilles composées. En revanche, aucune étude à notre connaissance n'a comparé l'influence d'une forme de feuille composée vs simple sur le bilan radiatif d'une couronne.

La prise en compte d'un nombre de folioles plus élevé pour les pousses courtes (S_{com}) conduit à des modifications du bilan radiatif inférieures à 5%. La simplification des feuilles à limbe composé en feuilles à limbe simple (S_{sim}) conduit, à surface foliaire équivalente, à modifier le rayonnement intercepté par la couronne entre 22% et 29%. Nos résultats montrent que l'utilisation d'un symbole représentant une feuille simple à la place d'une feuille composée entraîne une importante erreur du bilan radiatif à l'échelle de la couronne. Ces résultats montrent également qu'un feuillage composé intercepte plus de rayonnement qu'un feuillage simple, les autres variables étant égales par ailleurs. Pourtant, aucune étude ne rapporte de lien évident entre la tolérance à l'ombre, la position dans les successions végétales avec le caractère composé des feuilles (Niinemets 1998).

L'effet de l'orientation des feuilles sur l'efficacité d'interception du rayonnement a été analysé par plusieurs auteurs (Planchais et Sinoquet 1998 ; Valladares et Pearcy 1998 ; Falster et Westoby 2003), notamment en vue de mettre en évidence une réponse fonctionnelle des plantes à leur climat radiatif. Cependant, l'influence de l'inclinaison des folioles sur les propriétés radiatives d'une couronne a rarement été évaluée. Fleck *et al.* (2003) ont montré que l'inclinaison du limbe autour de la nervure centrale (γ) varie fortement au sein de la couronne ($170^\circ < \gamma < 90^\circ$) chez *Fagus* sp. (figure IV-16). Leurs résultats montrent également

qu'une diminution de γ réduit l'interception du rayonnement direct mais ne modifie pas l'efficacité d'interception du rayonnement diffus. Nos résultats montrent que représenter une feuille composée ($112^\circ < \lambda_{\text{leaflet}} < 158^\circ$) par un symbole plan ($\lambda_{\text{leaflet}} = 180^\circ$) peut conduire à des erreurs comprises entre 13 et 16% sur le bilan radiatif de la couronne, suivant les tailles de couronne testées dans cette étude. Étant donné la variabilité intra-couronne de l'inclinaison des folioles par rapport au plan moyen de la feuille (λ_{leaflet}) et celle de l'inclinaison du limbe autour de la nervure centrale (γ , non prise en compte dans cette étude), nous suggérons de reconstruire un symbole représentant une ou plusieurs feuilles moyennes où λ_{leaflet} et γ ont été estimés à partir d'un échantillon. Cette méthode semble être un compromis entre l'acquisition des données et la qualité de la reconstruction, intéressant lorsque l'on souhaite caractériser le climat radiatif d'une couronne isolée de grande taille.

Chapitre 5 : Analyse de la variabilité de la croissance des pousses annuelles en fonction de leur position dans la couronne et de la disponibilité en lumière

Liste des abréviations utilisées dans le texte :

n	Effectif
i	Année
L^i	Longueur d'une PA de l'année i (cm)
N_{en}^i	Nombre d'entre-nœuds par PA
$N_{feuilles}^i$	Nombre de feuilles par PA de l'année i
A^i	Surface foliaire totale portée par une PA l'année i (cm ²)
V^i	Volume ligneux de la PA l'année i (cm ³)
D^i	Diamètre basal de la PA de l'année i (cm)
D_{C-PA}^i	Distance depuis le collet d'un arbre jusqu'à la base de la PA (cm)
VI^i	Indice de vigueur de la PA de l'année i (sans unité)
I_{PAR}^i	Rayonnement photosynthétique actif intercepté par PA l'année i (μmols photons. PA ⁻¹ .s ⁻¹)
$PPFD^i$	Eclairement foliaire moyen d'une PA (μmols photons.m ⁻² .s ⁻¹)
$rPPFD^i$	Eclairement foliaire relatif (exprimé en % du rayonnement solaire incident)
γ^i	Angle de rotation de la PA de l'année i autour de son porteur (degrés)

1 Introduction

Le développement de la couronne d'un arbre est le résultat de processus de croissance endogène (propre à chaque espèce) dont l'expression est modulée par les conditions environnementales (Barthélémy *et al.* 1997). La disposition et la longueur des pousses, l'orientation des feuilles et leur recouvrement sont par exemple des caractéristiques susceptibles d'être modifiées par les facteurs bioclimatiques du milieu. Cette plasticité morphologique est un mécanisme d'acclimatation important propre à chaque espèce et qui dépend du stade ontogénique de la plante (Ford 1992).

L'architecture d'un arbre résulte de processus de croissance et de ramification qui se produisent à l'échelle des pousses : mise en place de nouvelles pousses, croissance en épaisseur et longueur, ramification et mort des pousses. La compréhension de la plasticité morphologique des arbres nécessite de connaître et quantifier le rôle des facteurs qui modulent la croissance des pousses. Cependant, les déterminismes physiologiques de la croissance (i.e. organogenèse et allongement) des pousses ne sont que partiellement connus (Staflform 1995). Afin de remédier à cette faiblesse, plusieurs auteurs ont analysé les facteurs permettant d'expliquer la variabilité de la croissance d'arbres observés en conditions naturelles.

Dans les milieux où la disponibilité en lumière est faible, l'interception de la lumière est l'un des principaux facteurs qui détermine le taux de survie des plantes. Certaines espèces tolérantes à l'ombre, telles que *Pinus strobus*, *Fagus grandifolia* ou bien *Acer saccharum* développent préférentiellement leur couronne horizontalement, ce qui leur permet de maximiser le rayonnement intercepté (O'Connell et Kelty 1994 ; Beaudet et Messier 1998). Différents indices (Lei et Lechowicz 1990 ; Beaudet et Messier 1998) basés sur la morphologie de la couronne permettent de rendre compte de sa réponse à la disponibilité en lumière. Cependant, ces indices ne permettent pas d'analyser la variabilité de la réponse à la lumière à l'intérieur de la couronne.

Les études ayant analysé la croissance individuelle des pousses en fonction de leur position dans la couronne et des conditions environnementales locales se sont multipliées dernièrement (Umeki et Kikuzawa 2000 ; Suzuki 2002 ; Umeki et Seino 2003). Cependant, la majorité des espèces étudiées sont des conifères, i.e. des espèces pour lesquelles le contrôle apical est fort et la croissance des pousses bien régulée (Bollmark *et al.* 1995). Chez les espèces à feuilles caduques, l'architecture et la régulation de la croissance sont généralement plus complexes.

En ombrant artificiellement des pousses situées dans la partie supérieure de la couronne d'un individu de *Fagus japonica*, Kimura *et al.* (1998) ont analysé la morphologie des pousses en fonction de la disponibilité en lumière lors de la saison de croissance (année *i*) et de la saison précédente (année *i-1*). Ils ont montré que le nombre de feuilles, la surface foliaire et la longueur des PA sont en grande partie déterminées par les conditions radiatives de l'année *i-1* alors que les caractéristiques physiologiques et biochimiques (masse surfacique, teneur en azote surfacique, ratio chlorophylle/azote) des feuilles sont déterminées par les conditions radiatives subies lors de leur développement. Cependant, les conditions radiatives sont estimées pour des lots de pousses (cinq strates horizontales de pousses sont distingués au sein d'une couronne de 14 m de hauteur), ce qui ne leur permet pas de relier la disponibilité en lumière individuelle des pousses avec leur morphologie. En 2002, Suzuki (2002) propose d'évaluer les effets de la disponibilité en lumière et de l'ordre de ramification sur la croissance en longueur de pousses de *Cleyera japonica*. Il utilise alors des photographies hémisphériques pour quantifier la disponibilité en lumière individuelle de pousses ; et montre que la position des pousses dans la couronne et la disponibilité en lumière doivent être considérées simultanément pour expliquer les mécanismes sous-jacents à la croissance de la couronne.

Bien que Zimmerman ait proposé dès 1983 l'hypothèse selon laquelle la croissance des pousses dépend de leur position au sein du réseau hydraulique formé par la couronne, le rôle de l'architecture hydraulique a longtemps été peu considéré. En se basant sur l'hypothèse d'une corrélation positive entre la section des pousses et leur disponibilité en eau et en éléments minéraux, Goulet *et al.* (2000) proposent un indice de vigueur qui rend compte du partage des ressources depuis le collet jusqu'à chaque pousse de la couronne. Ces auteurs montrent que cet indice associé à la disponibilité locale en lumière permet de prédire de façon satisfaisante la variabilité de la longueur des pousses chez *Acer saccharum* et *Betula alleghaniensis*. L'intérêt de cet indice de vigueur a été démontré depuis pour prédire la longueur des pousses de *Pinus sylvestris* (Nikinmaa *et al.* 2003) et *Pinus pinea* (Mutke *et al.* 2005).

Les connaissances acquises sur le développement architectural du Noyer et sur l'allocation de la biomasse ont permis de proposer un modèle structure-fonction, SIMWAL (Balandier *et al.* 2000), afin de simuler la réaction à l'éclairement et à la taille de Noyers isolés (voir aussi Le Dizès *et al.* 1997 ; Le Dizès 1998). SIMWAL intègre les influences réciproques de l'architecture et du métabolisme carboné. Cependant, ce modèle a été conçu pour des jeunes arbres dont le profil de la couronne n'est pas encore fortement marqué par la différenciation des pousses. L'analyse du contenu des bourgeons de *Juglans regia* et *Juglans regia* \times *nigra* a montré que le nombre de pièces préformées dans un bourgeon est relativement constant pour un type d'axe donné (Dreyer 1984 ; Sabatier *et al.* 1995). Sabatier et Barthélémy (2001) ont

également montré que le diamètre des bourgeons latéraux est corrélé avec leur position sur la pousse annuelle. En revanche, ces auteurs ne mettent pas en évidence de relation quantitative entre les variables mesurées (diamètre et position des bourgeons latéraux susceptibles de donner naissance à un rameau) et la longueur des pousses annuelles résultant du développement de ces bourgeons. Ils évoquent l'influence de facteurs exogènes, tels que la lumière disponible, sur la croissance en longueur des pousses annuelles.

Afin de mieux comprendre les processus d'allocation du carbone, Lacointe *et al.* (2004) ont suivi la distribution de deux isotopes du carbone au cours d'une année chez des Noyers âgés de deux ans. Leurs résultats montrent que la mobilisation des ressources pour assurer la croissance varie au cours de l'année. En septembre, l'autonomie des pousses vis-à-vis du carbone est quasi complète. Au cours de l'automne, l'importation de carbone dans les branches augmente petit à petit : en décembre, celle-ci peut représenter jusqu'à 10% des réserves stockées dans les branches. L'autonomie des pousses vis-à-vis du carbone tend à s'annuler au cours de la saison de croissance suivante : en avril, les pousses reçoivent significativement plus de carbone mobilisé dans l'arbre entier que de carbone provenant des réserves de la pousse mère.

A travers plusieurs exemples, nous avons montré que les connaissances récentes acquises sur la croissance des pousses ont permis de mieux comprendre les influences respectives de l'architecture et des facteurs environnementaux locaux sur le développement de la couronne. Cependant, certains mécanismes restent encore inexpliqués. Chez le Noyer, l'effet de la lumière sur la croissance en longueur et sur le nombre de feuilles portées par pousse annuelle n'a pas été quantifié. Par ailleurs, dans un contexte de modélisation des relations structure-fonction, il convient de tester si des variables basées sur des hypothèses fonctionnelles (telles que par exemple l'indice de vigueur défini par Goulet *et al.* (2000)) expliquent la croissance observée.

Afin de répondre à ces questions, nous proposons d'utiliser des reconstructions tridimensionnelles d'un Noyer hybride suivi trois années successives (de 7 à 9 ans) et d'explorer les relations entre la morphologie des pousses annuelles (PA) et des variables topologiques et géométriques associées (mesurées ou calculées). Nous avons analysé, par une approche corrélative et statistique, la part de variance des variables de croissance qui peut être attribuée au facteur « quantité de lumière reçue » vis à vis d'autres facteurs de type position topologique. Une particularité de ce travail est de tester la pertinence d'un indice de vigueur construit sur la base d'hypothèses fonctionnelles. Ce travail a été réalisé sur un jeu de données acquises en conditions naturelles d'éclairement.

Plus précisément, à partir de reconstructions tridimensionnelles d'un Noyer hybride mesuré trois années successives, nous avons :

- testé si la longueur, le nombre d'entre-nœuds et le nombre de feuilles des PA sont corrélés à des facteurs climatiques globaux (température, précipitations),
- analysé le nombre de feuilles portées par les PA en fonction de leur position à l'intérieur de la couronne et de la disponibilité locale en lumière,
- testé la pertinence de la combinaison de variables « fonctionnelles » (indice de vigueur défini par Goulet *et al.* (2000), distance collet - PA et disponibilité en lumière) pour expliquer la croissance des PA,
- évalué si les conditions radiatives subies par une PA mère (de l'année $i-1$) permettent d'expliquer le nombre et les caractéristiques biométriques (surface foliaire portée, longueur des PA, volume ligneux) des PA filles produites l'année i .

Après avoir présenté le matériel et les méthodes utilisés, les résultats ont été regroupés dans cinq parties. La variabilité inter-annuelle de la croissance des PA du tronc et la variabilité climatique sont tout d'abord succinctement présentées. Les distributions de la longueur, du nombre d'entre-nœuds et du nombre de feuilles ont ensuite été analysées sur les PA des années 2001, 2002 et 2003. Dans un troisième temps, nous avons analysé le nombre de feuilles portées par PA en fonction de la position des PA dans la couronne et de la disponibilité en lumière. Puis, nous avons testé si des effets inter-annuels permettent de mieux expliquer la variabilité de la croissance des PA. Enfin, nous avons testé la possibilité de prédire la longueur et le nombre de feuilles portées individuellement par PA à partir de variables mesurées sur le porteur. Les résultats principaux sont synthétisés à la fin de chaque partie. Une discussion générale replace ensuite ces résultats dans un contexte plus général.

2 Matériel et Méthodes

Dans cette partie, nous présentons les mesures réalisées sur le matériel végétal ainsi que les méthodes mises en œuvre pour construire les trois représentations tridimensionnelles de Noyers. Les paramètres des simulations du rayonnement intercepté par les couronnes sont détaillés. Les variables réponses et les variables explicatives sont ensuite présentées, ainsi que les méthodes statistiques employées.

2.1 Matériel végétal et mesures réalisées

2.1.1 Matériel végétal

Le Noyer hybride étudié est situé dans une parcelle expérimentale d'une densité de 500 arbres.ha⁻¹ (espacement de 4 m entre arbres et 5 m entre rangs) associant Noyer hybride (*Juglans nigra* x *regia*) et Aulne de Corse (*Alnus cordata*). Cet individu a été sélectionné en 2001 (à l'âge de 7 ans) pour la forme de sa couronne (houppier pyramidal, absence de traumatisme). Notons la présence de Tubex lors des deux premières années de croissance après plantation, dispositif assurant une protection de l'axe principal contre des agressions extérieures (rongeurs essentiellement). En 2003, le Noyer était âgé de 9 ans et aucune manifestation de la sexualité n'a été observée dans la couronne.

2.1.2 Mesures réalisées

La topologie complète de l'arbre a été décrite à l'échelle des entre-nœuds et codée selon la méthodologie AMAPmod (Godin *et al.* 1997 ; Godin et Caraglio 1998) sous la forme d'un MTG⁸ pour les années 2001, 2002 et 2003. Chaque année, la longueur (L^i) de toutes les PA a été mesurée *in situ*. Le nombre de feuilles ($N_{feuilles}^i$) et le nombre d'entre-nœuds (N_{en}^i) de chaque PA ont été également relevés lors de ces trois années. En 2003, le diamètre basal de toutes les PA de l'arbre a été mesuré. Ces variables ont été associées aux PA en tant qu'attribut dans les trois fichiers MTG décrivant la topologie de l'arbre.

Par ailleurs, les variables L^i , $N_{feuilles}^i$ et N_{en}^i des PA du tronc ont été mesurées sur un échantillon de 25 individus du même âge afin de les comparer avec celles mesurées sur le Noyer étudié. Ces arbres sont situés dans une parcelle agroforestière ayant une densité de 192 arbres.ha⁻¹, caractérisée par une association Noyer hybride et cultures annuelles en rotation (Blé dur - Colza).

La géométrie du squelette ligneux a été mesurée grâce à un digitaliseur électromagnétique (Polhemus Inc. 1993). Les coordonnées géométriques des limites de chaque PA et les extrémités des PA ont été enregistrées chaque année et associées aux fichiers décrivant la topologie correspondante.

2.2 Reconstruction des représentations tridimensionnelles des Noyers

⁸ Le principe de la méthodologie employée pour le codage de la topologie est précisé dans le chapitre 3.

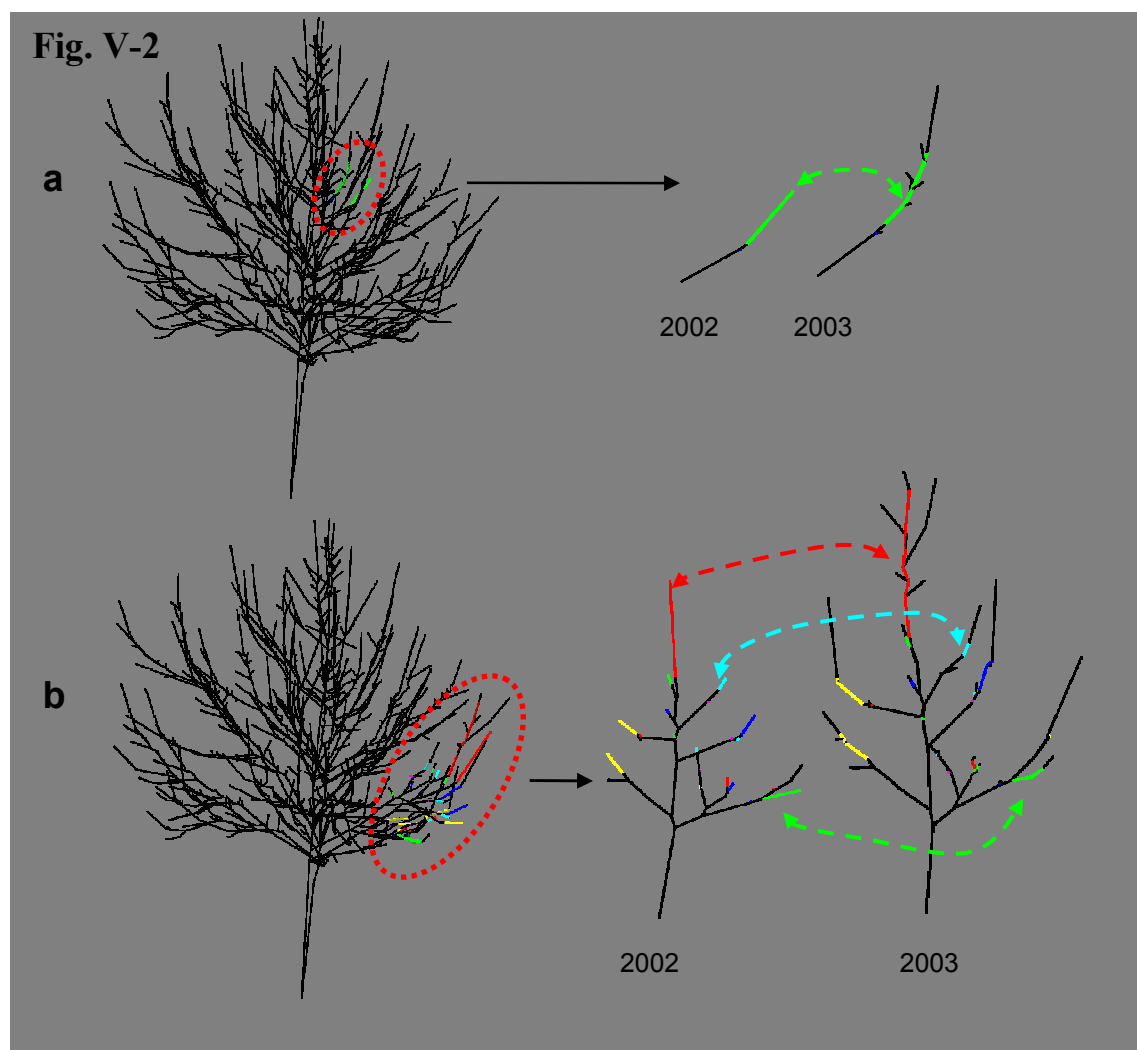
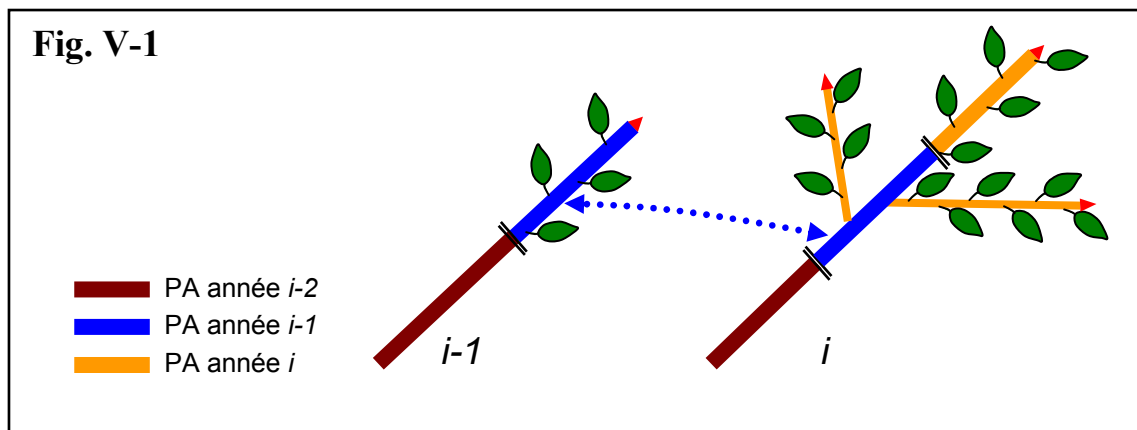


Figure V-1. Illustrations de l'appariement entre pousses annuelles. Le principe est d'établir une correspondance entre PA à partir de deux structures ramifiées décrites les années $i-1$ et i (a). Le numéro de vertex des PA de l'année $i-1$ est choisi comme identifiant pour appairer les pousses entre les deux structures.

Figure V-2. Illustrations de l'appariement des pousses annuelles de l'année 2002 entre les structures ligneuses décrites en 2002 et 2003. Les PA 2002 de chaque branche ont été localisées visuellement au sein des structures 2002 et 2003 superposées (a,b à gauche). La correspondance entre les PA 2002 décrites en 2002 et 2003 a été réalisée à l'aide d'un code couleur et est illustré pour une branche non ramifiée (a) et ramifiée en 2002 (b).

2.2.1 Outils utilisés

La reconstruction du Noyer, i.e. la réalisation de plantes virtuelles 3D à partir de la topologie et de la géométrie mesurées, a été réalisée avec le logiciel AMAPmod (Godin *et al.* 1999) porté sous la plateforme ALEA (Pradal *et al.* 2004). La création de modules spécifiques (utilisant le langage de programmation Python) a permis de réaliser dans un même temps la reconstruction des plantes virtuelles, le calcul du bilan radiatif avec Archimed⁹ et l'extraction des variables analysées. Le principe de ces modules est détaillé dans le chapitre 3.

2.2.2 Paramètres de reconstruction

Les paramètres de reconstruction de la géométrie du feuillage sont identiques à ceux utilisés dans le scénario de référence (détaillé dans le chapitre 4). On peut rappeler que certains paramètres (position du point d'insertion des feuilles, orientation du limbe) ont été simulés grâce à des distributions statistiques et des relations allométriques estimées à partir de mesures sur un échantillon.

2.2.3 Appariement des PA

Afin de caractériser des effets inter-annuels, il a été nécessaire d'établir un lien entre la topologie de l'arbre décrite l'année i et celle de l'année $i+1$. Nous avons donc cherché à associer les PA de l'année i décrites l'année i avec les PA de l'année i décrites l'année $i+1$ (figure V-1). Le principe de cet appariement est donc d'établir une correspondance (grâce à un numéro d'identifiant) entre PA à partir de deux structures ramifiées décrites les années i et $i+1$. Le numéro de vertex associé par AMAPmod à chaque PA a été choisi comme numéro d'identifiant.

Entre les années i et $i+1$, le codage de la topologie est modifié principalement par :

- l'addition des PA de l'année $i+1$. La position des PA de l'année $i+1$ dans le MTG est prévisible (position latérale ou terminale).
- la mortalité de PA et les erreurs de description de la topologie. Il en résulte l'insertion ou la suppression de PA dont on ne peut pas prévoir la position dans le MTG.

⁹ Se reporter au chapitre 3 pour plus de précisions sur le fonctionnement et les propriétés des modules de transfert radiatif de la plateforme Archimed.

Fig. V-3

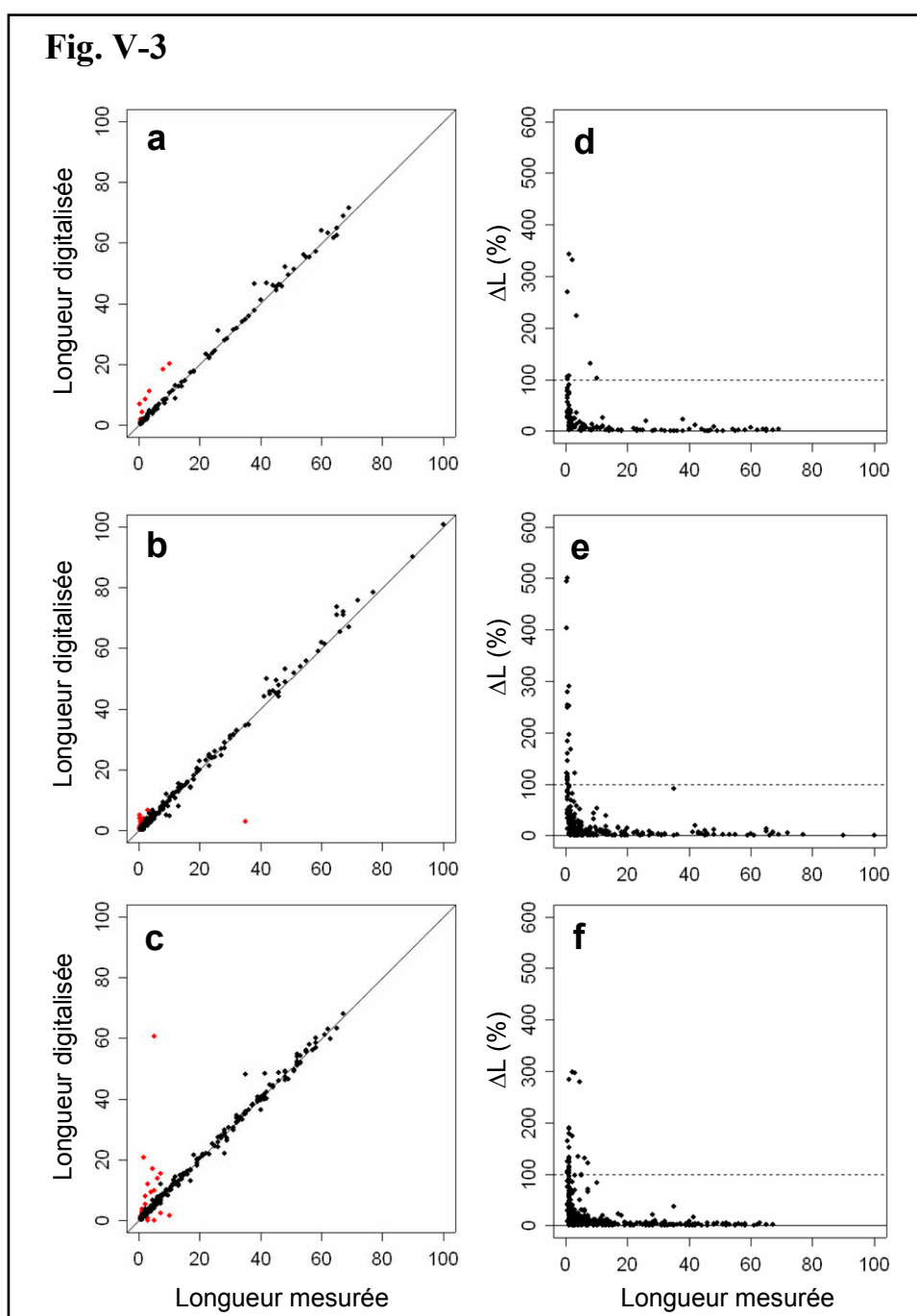


Figure V-3 : Comparaison des longueurs mesurées vs calculées à partir des coordonnées géométriques des PA, pour l'année 2001 (a), 2002 (b) et 2003 (c). Les points rouges correspondent à des PA ayant été omis des analyses statistiques. Représentation du pourcentage d'erreur entre longueur mesurée et calculée des PA en fonction de la longueur mesurée, pour les PA de l'année 2001 (d), 2002 (e) et 2003 (f).

Réaliser une comparaison de structures ramifiées sur la base de critères topologiques et géométriques n'est pas aisé (Ferraro et Godin 2000). A notre connaissance, il n'existe pas de procédures permettant d'automatiser l'appariement entre PA pour des structures ramifiées complexes.

L'appariement des PA a donc été réalisé manuellement. Les deux squelettes ligneux des années i et $i+1$ ont été affichés simultanément dans une même fenêtre graphique. Puis, chaque PA de l'année i a été affichée (en isolant la PA avec une couleur par exemple) sur le squelette ligneux décrit les années i et $i+1$ (figure V-2). La position topologique et géométrique de chaque PA a été comparée visuellement pour s'assurer de la correspondance entre les deux structures. Chaque décalage était noté. Après avoir parcouru l'ensemble des PA de l'année i , nous avons apparié les numéros de vertex des PA de l'année i entre les deux structures en prenant en compte les décalages. Les appariements entre les années 2001/2002 et 2002/2003 ont été vérifiés en comparant les attributs (par exemple la longueur) des 131 et 231 PA appariées, respectivement.

2.3 Simulation du bilan radiatif

Les éclairagements foliaires individuels ont été calculés avec le logiciel Archimed à partir des trois reconstructions du Noyer étudié pour les années 2001, 2002 et 2003. Les données météorologiques utilisées sont constituées de mesures au pas temps horaire du rayonnement global (direct + diffus). La station météorologique est située au domaine expérimental de Lavalette, à 10 km de la parcelle expérimentale. Les éclairagements foliaires calculés ont été intégrés entre les jours 152 (1^{er} juin) et 273 (31 septembre) de chacune des trois années. Cette période couvre une durée de quatre mois, située entre la période de déploiement des premières feuilles jusqu'au début de la période de jaunissement des feuilles.

La simulation du bilan radiatif prend en compte le phénomène de rediffusion entre les éléments de végétation et entre la végétation et le sol¹⁰. Les valeurs moyennes des coefficients de rediffusion mesurés sur la même espèce par Combes (2002) ont été retenues, à savoir : 0.25 et 0.18 respectivement pour les feuilles et le sol. La structure ligneuse et le feuillage ont été pris en compte dans le calcul du bilan radiatif. La simulation du bilan radiatif a été réalisée dans une scène en utilisant le principe d'une symétrie torique, i.e. chaque plante de la scène utile est virtuellement dupliquée à l'infini. Cette option a été choisie en dimensionnant la scène utile de telle sorte que les arbres virtuellement dupliqués autour de l'arbre étudié reproduisent la densité et l'agencement des arbres de la parcelle expérimentale.

¹⁰ Se reporter au chapitre 3 pour plus de précisions sur le traitement des rediffusions dans Archimed.

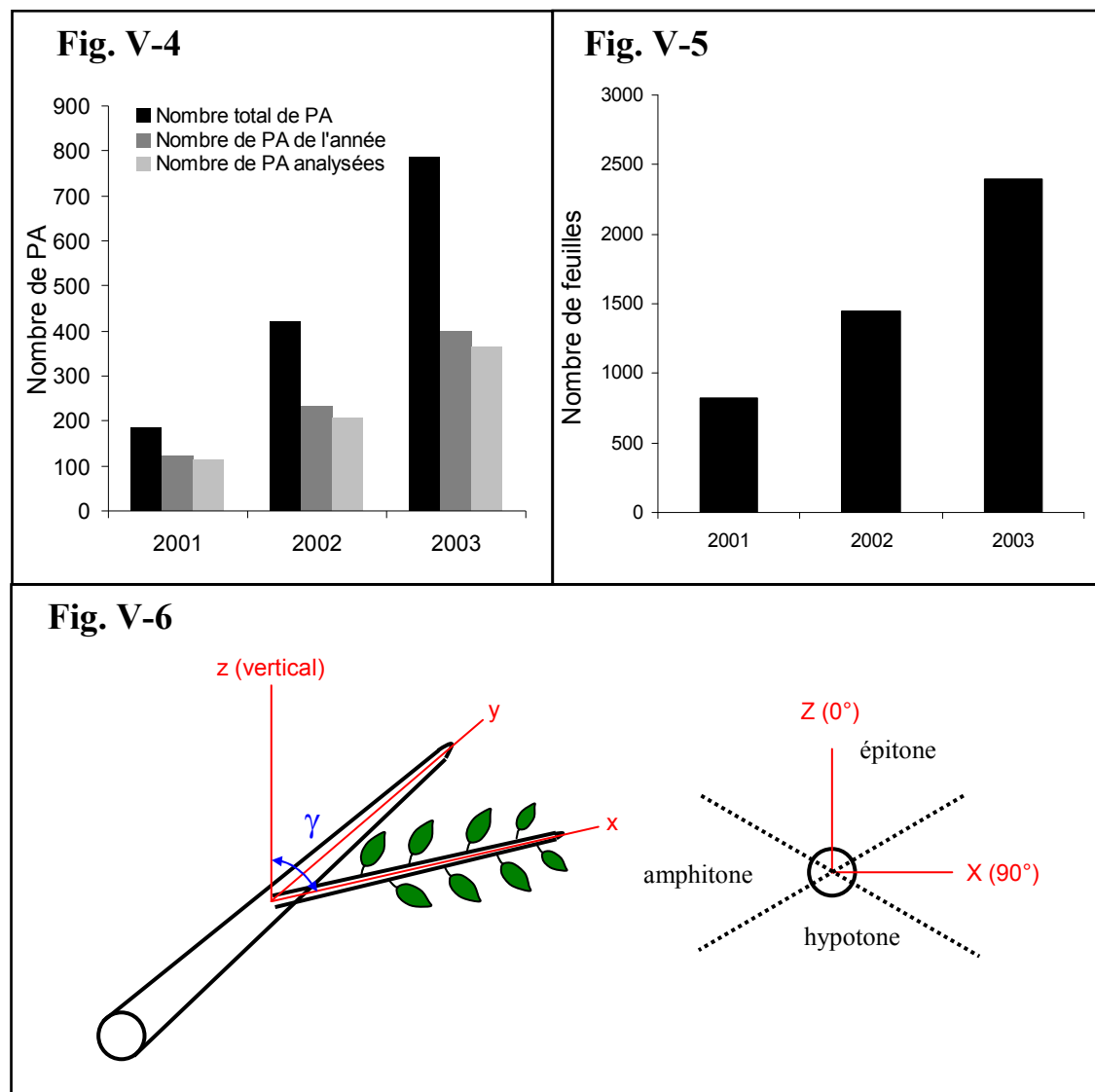


Figure V-4 : Évolution du nombre total de PA, du nombre de PA de l'année et du nombre de PA analysées au cours des années 2001, 2002 et 2003. Le nombre de PA analysées prend en compte la suppression de PA dont l'écart entre leur longueur mesurée et digitalisée était supérieur à 100% et des PA ayant des valeurs d'attributs (e.g. nombre d'entre-nœuds) aberrants. Ces PA n'ont pas été prises en compte dans l'analyse statistique des données.

Figure V-5 : Évolution du nombre de feuilles au cours des années 2001, 2002 et 2003.

Figure V-6 : Représentation schématique de l'angle γ (calculé à partir des coordonnées digitalisés) afin de caractériser la direction de croissance des PA. Oxyz est un repère orthonormé où z est la vertical. Une PA est dite épitone si $\gamma < 60^\circ$ ou $\gamma \geq 300^\circ$, amphitone si $60^\circ \leq \gamma < 120^\circ$ ou $240^\circ \leq \gamma < 300^\circ$ et hypotone si $120^\circ \leq \gamma < 240^\circ$.

2.4 Variables analysées

2.4.1 Sélection des PA analysées

Les longueurs mesurées ont été comparées aux longueurs calculées à partir des coordonnées géométriques des PA (figure V-3a, b et c). Les PA présentant des écarts supérieurs à 100% entre longueur mesurée vs calculée ont été systématiquement supprimées des analyses statistiques (figure V-3d, e et f). Par ailleurs, les PA ayant des valeurs aberrantes en attribut (par exemple un nombre d'entre-nœuds très faible par rapport à leur longueur) n'ont pas été prises en compte dans les analyses statistiques. Finalement, 8.1, 10.8 et 8.5% des PA des années 2001, 2002 et 2003 ont été exclues de l'analyse. La figure V-4 présente le nombre total de PA, le nombre de PA de l'année (PA feuillées) et le nombre de PA analysées dans cette étude.

2.4.2 Variables biométriques, nombre de feuilles et nombre d'entre-nœuds

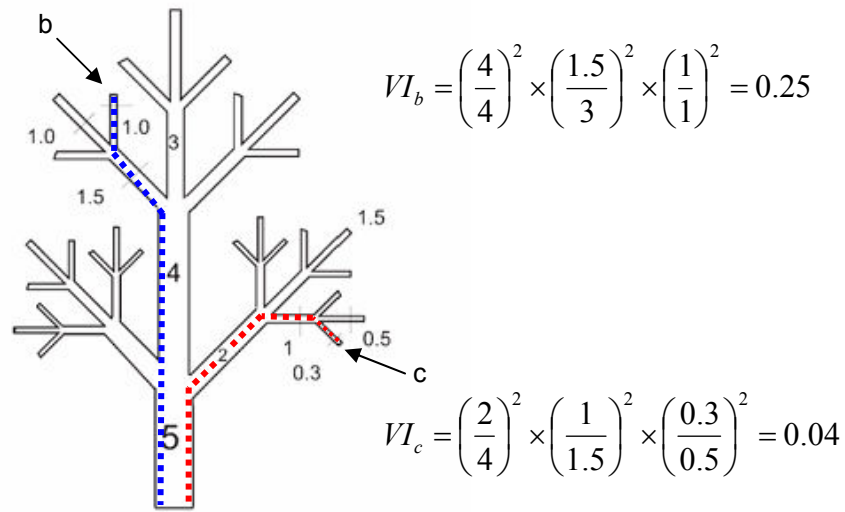
Les deux variables biométriques mesurées sont la longueur et le diamètre des PA. Le diamètre des PA a été mesuré à la fin de la saison de croissance de l'année 2003 uniquement, à leur base et à leur extrémité (sous le bourgeon terminal). Le volume de la structure ligneuse des PA pour cette l'année a été calculé en assimilant l'axe des PA à un tronc de cône.

Le nombre de feuilles et le nombre d'entre-nœuds ont été déterminés après la chute des feuilles à partir des cicatrices foliaires et des cicatrices de cataphylles. La figure V-5 présente l'évolution du nombre de feuilles portées par la couronne au cours des trois années d'observations. Notons que le nombre total de feuilles sur l'arbre a augmenté suivant un facteur 1.8 et 1.7 et le nombre de PA par un facteur 1.9 et 1.7 entre les années 2001/2002 et 2002/2003, respectivement.

2.4.3 Variables topologiques et géométriques (angle γ)

L'ordre de ramification des PA et la relation topologique entre PA fille et PA mère (latérale ou terminale) ont été extraits à partir du MTG. La direction de croissance des PA par rapport à leur porteur a également été évaluée (figure V-6). L'angle γ , définissant l'angle de rotation d'une PA autour de son porteur, a été calculé à partir des coordonnées géométriques des

Fig. V-7



D'après Nikinmaa et al. (2003)

Figure V-7 : Représentation schématique du calcul de l'indice de vigueur VI défini selon Goulet *et al.* (2000). Les chiffres indiquent les diamètres d'un système ramifié. A chaque nœud, l'axe principal est défini comme l'axe ayant le diamètre le plus élevé, $v_{i+1}=1(v_i)$, si bien que la valeur de VI de la PA terminale est égale à 1. Le calcul des valeurs de VI des PA au point (b) et (c) est précisé sur la figure.

extrémités des PA. Les trois directions de croissance ont été définies telles qu'une PA est dite épitone si $\gamma < 60^\circ$ ou $\gamma \geq 300^\circ$, amphitone si $60^\circ \leq \gamma < 120^\circ$ ou $240^\circ \leq \gamma < 300^\circ$ et hypotone si $120^\circ \leq \gamma < 240^\circ$. Lorsque la PA mère est quasi verticale (angle formé entre la PA mère et la verticale inférieur à 10°), l'angle γ n'a pas été calculée. En effet, dans ce cas, l'angle γ n'est pas représentatif du sens botanique des termes épitone, amphitone et hypotone.

2.4.4 Variables décrivant la position des PA dans la couronne

Pour étudier l'influence sur la croissance des PA de leur position dans la couronne et pour donner une interprétation fonctionnelle à cette position, nous avons calculé un indice de vigueur (VI) des PA, et la distance « topologique » entre le collet de l'arbre et la base des PA (D_{C-PA}).

La méthode de calcul de VI retenue dans notre étude a été développée par Goulet *et al.* (2000) sur des feuillus (Erable à sucre et Bouleau jaune) puis appliquée à des jeunes Pins sylvestres (Nikinmaa *et al.* 2003). VI rend compte simultanément (i) de la diminution de section des PA depuis le collet jusqu'à la PA considérée et (ii) de l'ordre de ramification. VI est une variable basée sur une hypothèse fonctionnelle car les diamètres des axes qui servent à sa construction sont des indicateurs de la diminution de la surface de tissus conducteurs (xylème + phloème). Ce ratio compare, depuis la base de l'arbre jusqu'à la pousse étudiée, le diamètre des axes au niveau de chaque ramification (figure V-7). Soit VI_j^i l'indice de vigueur de la PA de l'année i , VI_j^i s'écrit :

$$VI_j^i = \prod_{k=0}^n v_j^k \text{ avec } v_j^k = \left(\frac{d_j}{d_m} \right)^2 \cdot v_{j-1}^{k-1} \text{ et } d_m = \max (d_j \mid j = 1, \dots, n)$$

où n est le nombre d'axes portés par nœud, d_j est le diamètre de l'axe de l'axe j et d_m est le diamètre du plus grand rameau porté. Chez le Noyer hybride, un nœud porte généralement un seul rameau, donc $\max (j) = 2$.

VI est construit de telle sorte que sa valeur diminue lorsque l'ordre de ramification augmente. En l'absence de réitération ayant un diamètre supérieur à l'axe principal, la PA terminale du tronc (ordre de ramification = 1) à une valeur de 1.00. Le calcul de l'indice de vigueur étant basé sur les diamètres des PA, seul VI des PA de l'année 2003 a été calculé.

Par ailleurs, la distance géométrique entre la base de l'arbre (collet) et la base des PA (distance collet - PA, D_{C-PA}) a été calculée de la manière suivante :

$$D_{C-PA} = \sum_k L^n$$

où L^n est la longueur (en centimètres) de la PA de l'année n et k est l'ensemble des pousses (i.e. les ancêtres topologiques) reliant la pousse considérée à la base de l'arbre.

2.4.5 Variables écophysologiques

Le climat radiatif a été analysé grâce à deux variables : la disponibilité moyenne en lumière par PA (notée $rPPFD$) et le rayonnement total intercepté par PA (noté I_{PAR}).

La disponibilité moyenne en lumière de la PA j de l'année i est :

$$rPPFD_j^i = \frac{\overline{PPFD_j^i}}{\overline{PPFD_{incident}^i}}$$

$\overline{PPFD_j^i}$ est la moyenne des éclairagements foliaires individuels dans le PAR de la PA j et $\overline{PPFD_{incident}^i}$ est l'éclairement incident moyen. Le terme de « disponibilité en lumière » s'explique par le fait que l'éclairement foliaire moyen est rapporté au rayonnement incident.

Cette variable est donc différente de ce que l'on peut caractériser par l'utilisation de photographies hémisphériques et qui est également qualifié par le terme de « disponibilité en lumière ». A la différence de l'indicateur calculé grâce aux photographies hémisphériques, la disponibilité moyenne en lumière calculée dans ce travail prend en compte le phénomène de rediffusion de la lumière ainsi que la géométrie des surfaces interceptrices.

$\overline{PPFD_j^i}$ et $\overline{PPFD_{incident}^i}$ sont intégrées entre les jours 153 et 273 des années 2001, 2002 et 2003 avec :

$$\begin{aligned}\overline{PPFD_{incident}^{2001}} &= 592.5 \mu \text{ mols.m}^{-2} . \text{s}^{-1} \\ \overline{PPFD_{incident}^{2002}} &= 579.3 \mu \text{ mols.m}^{-2} . \text{s}^{-1} \\ \overline{PPFD_{incident}^{2003}} &= 592.7 \mu \text{ mols.m}^{-2} . \text{s}^{-1}\end{aligned}$$

Le rayonnement total intercepté par la PA j l'année i I_{PAR}^{ij} est calculé à partir des éclairagements foliaires et des surfaces foliaires individuels :

$$I_{PAR}^{ij} = \sum_{k=1}^{N_{feuilles}^{ij}} PPFD_k^i \times A_k^i$$

où k est le nombre de feuilles portées par la PA j et A_k est la surface foliaire de la feuille $k^{ème}$ feuille. I_{PAR}^{ij} est exprimé en $\mu\text{mols photons.PA}^{-1}.\text{s}^{-1}$.

2.5 Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel AMAPmod sous la plateforme ALEA (Pradal *et al.* 2004) et avec le logiciel « R » (Ihaka et Gentleman 1996). La sélection des modèles portant sur le nombre d'entre-nœuds et le nombre de feuilles (variables discrètes) a été effectuée sur la base du critère BIC (Bayesian Information Criterion). Les valeurs de BIC ont été calculées pour chaque modèle testé afin de sélectionner celui réalisant le meilleur compromis entre ajustement aux données et parcimonie du modèle. Le meilleur modèle au sens du critère BIC est celui pour lequel la valeur absolue du critère est la plus faible. Une différence de BIC est considérée comme significative si elle est strictement supérieure à 10 (Jeffreys 1961).

Afin de tester une typologie des PA en fonction de leur longueur, du nombre d'entre-nœud et du nombre de feuilles, des déconvolutions de ces variables en deux ou trois lois statistiques ont été utilisées selon la méthode de Guédon et Costes (1997).

Grâce à une analyse statistique exploratoire des données, nous avons essayé de mettre en évidence des relations fonctionnelles en se basant sur des corrélations et des régressions. Une transformation logarithmique de la variable *longueur des PA* a été réalisée afin d'observer une distribution normale. Lorsque les analyses incluent des variables par classe (par exemple l'année et l'ordre de ramification), la procédure GLM (Generalized Linear Models) du logiciel « R » a été utilisée. Les valeurs du coefficient de détermination sont corrigées en fonction de l'effectif. Le test non paramétrique de Kruskal-Wallis a été appliqué pour comparer les variables VI , D_{C-PA} et $rPPFD$.

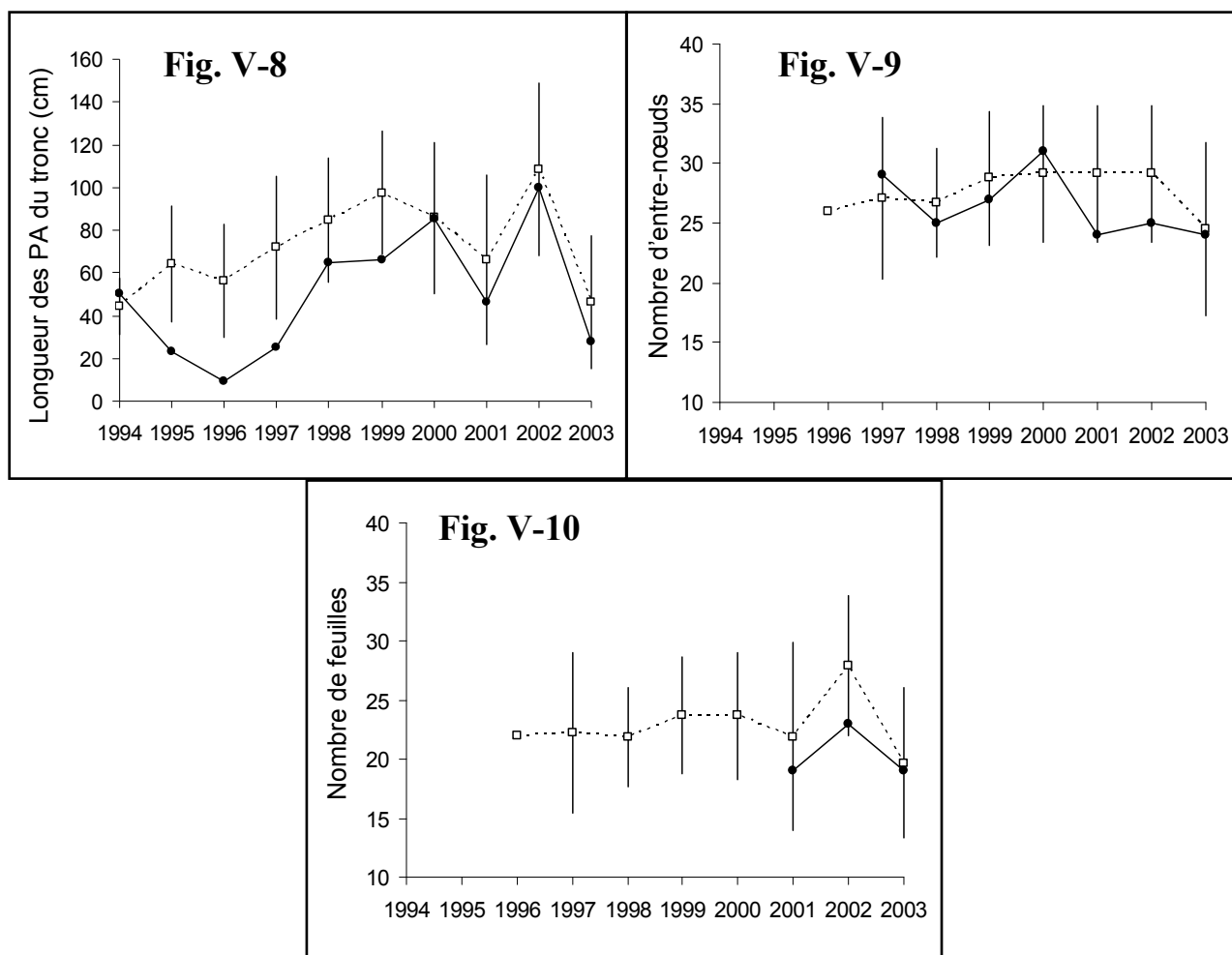


Figure V-8. Longueur des PA du tronc des années 1994 à 2003 de l'individu étudié (● et trait plein) et longueur moyenne et écart-type des PA du tronc de 25 noyers situés sur une parcelle agroforestière (□ et pointillé).

Figure V-9. Nombre d'entre-nœuds des PA du tronc des années 1994 à 2003 de l'individu étudié (● et trait plein) et nombre d'entre-nœuds moyen et écart-type des PA du tronc de 25 noyers situés sur une parcelle agroforestière (□ et pointillé). La disparition des cicatrices de feuilles et de cataphylles au cours de la croissance des arbres explique l'absence de valeur pour les années 1994 à 1996.

Figure V-10. Nombre de feuilles portées par les PA du tronc des années 1994 à 2003 de l'individu étudié (● et trait plein) et nombre de feuilles moyen et écart-type des PA du tronc de 25 noyers situés sur une parcelle agroforestière (□ et pointillé). La disparition des cicatrices de feuilles au cours de la croissance des arbres explique l'absence de valeur des années 1994 et 1995. Le nombre de feuilles sur les PA du tronc de l'individu étudié n'ayant pas été compté avant 2001, seules les données des années 2001, 2002 et 2003 sont représentées.

3 Résultats et Discussion

3.1 Caractérisation de la variabilité inter annuelle

3.1.1 Caractérisation de la croissance des PA du tronc et de la variabilité climatique inter-annuelles

Sur le tronc, les profils d'évolution de la longueur des PA (figure V-8), du nombre d'entre-nœuds (figure V-9) et de feuilles portées par les PA (figure V-10) observés sur l'individu étudié depuis la plantation suivent la même tendance que les valeurs moyennes calculées à partir de l'échantillon de 25 Noyers situés dans la parcelle voisine. Les valeurs de ces trois variables calculées sur l'individu étudié sont comprises dans l'intervalle des écart-types calculés sur l'échantillon des 25 Noyers, sauf en ce qui concerne la longueur des PA du tronc les années 1995, 1996 et 1997.

La différence de profil de l'évolution de la longueur des PA entre 1994 (date de plantation) et 1997 peut être expliquée par la présence de culture intercalaire dans la parcelle agroforestière, et en particulier par le bénéfice de la fertilisation azotée appliquée sur la culture intercalaire de la parcelle agroforestière où sont situés les 25 Noyers (figure V-8).

La variabilité inter-annuelle de la longueur des PA des années 2001, 2002 et 2003 est élevée et synchrone avec celle mesurée sur l'échantillon de 25 Noyers. 2001 et 2003 sont des années de faible croissance et 2002 est une année de forte croissance des PA.

La variation inter-annuelle du nombre d'entre-nœuds des PA du tronc ne suit pas le même profil d'évolution que la longueur des PA (figure V-9). Le nombre d'entre-nœuds des PA du tronc de l'individu étudié est quasiment constant en 2001, 2002 et 2003. En revanche, le profil d'évolution du nombre de feuilles des PA du tronc en 2001, 2002 et 2003 (figure V-10) est proche de celui observé pour la longueur des PA.

3.1.2 Données climatiques

La période durant laquelle se produit le débourrement et l'allongement des PA des années 2001, 2002 et 2003 (i.e. entre le 15 mai et le 15 juillet) est caractérisée par une forte

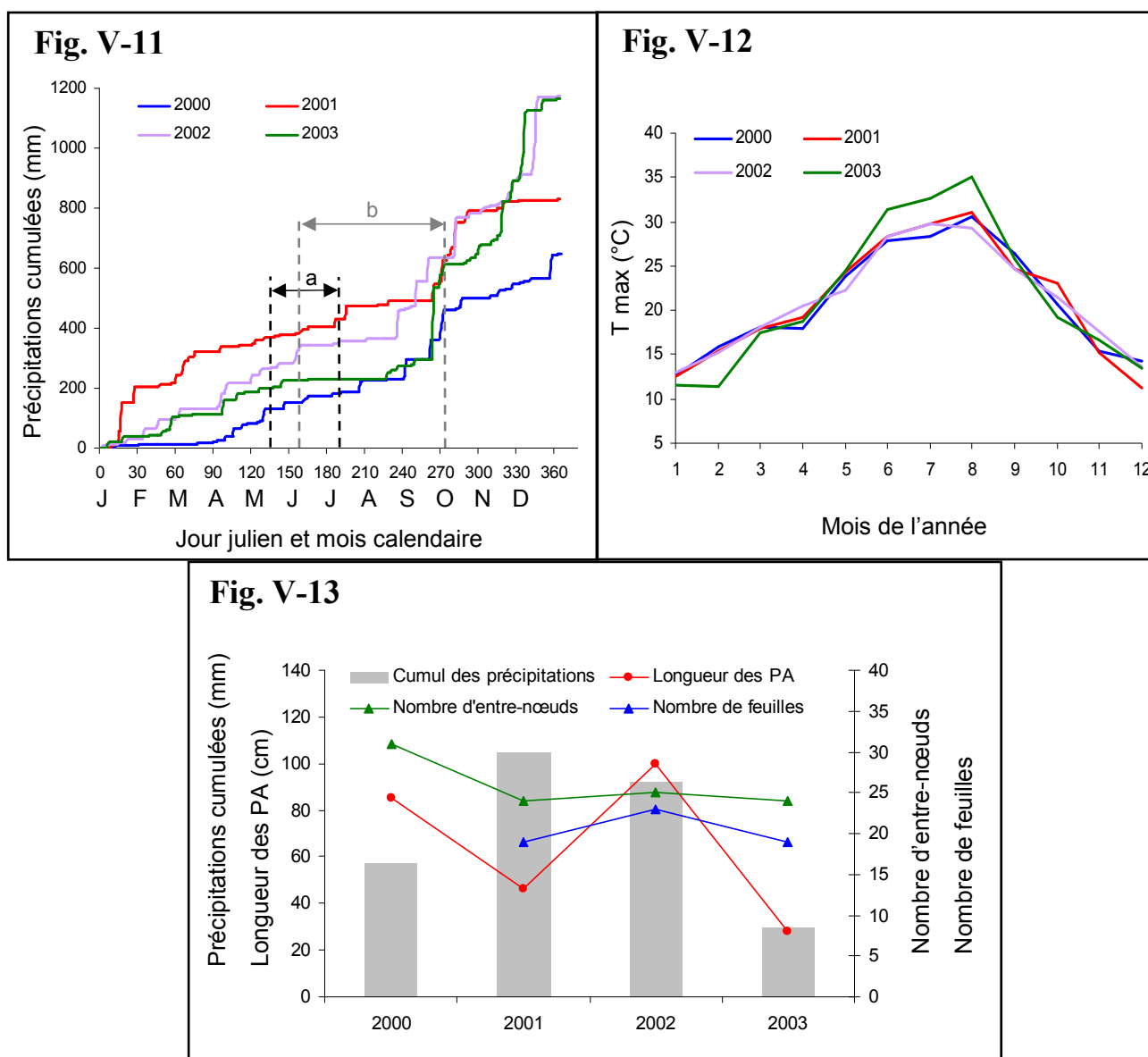


Figure V-11. Cumul des précipitations journalières pour les années 2000 à 2003. La période d'allongement des PA (a : 15 mai au 15 juillet) et celle d'intégration des calculs radiatifs (b : 15 mai au 31 septembre) sont précisées.

Figure V-12. Température maximale moyenne mensuelle au cours des années 2000 à 2003.

Figure V-13. Cumul des précipitations journalières durant la période d'allongement des PA (15 mai au 15 juillet), longueur des PA du tronc, nombre d'entre-nœuds et nombre de feuilles des PA du tronc pour les années 2000 à 2003.

variabilité inter-annuelle du cumul des précipitations (figure V-11). Durant cette période, le cumul des précipitations des années 2000, 2001, 2002 et 2003 est égal à 57, 105, 92 et 30 mm, respectivement (tableau V-1). L'évolution des températures maximales moyennes (figure V-12) montre que l'année 2003 a été la plus chaude pendant la période estivale. Les températures maximales moyennes des mois de juin, juillet et août sont supérieures de 3 à 6°C à celles de l'année précédente. Les écarts de température entre les années 2000, 2001 et 2002 sont en revanche plus faibles (inférieurs à 2°C pour les mois de juin, juillet et août).

3.1.3 Interprétation des résultats

Les PA du tronc ne subissent pas de phénomène de contrôle apical¹¹, contrairement aux axes latéraux (ordre 2 et plus). De ce fait, les caractéristiques des PA du tronc peuvent être utilisées comme un indicateur de la réponse de l'arbre à la variabilité inter-annuelle des conditions de croissance. Nos résultats montrent que la longueur et le nombre de feuilles des PA du tronc varient entre les années 2001, 2002 et 2003. En revanche, le nombre d'entre-nœuds reste quasiment constant au cours de ces trois années. Par ailleurs, 2000, 2001, 2002 et 2003 sont des années très contrastées climatiquement, notamment du point de vue du cumul des précipitations durant la phase d'allongement (figure V-13 et tableau V-1). L'été 2003 se caractérise par des températures élevées et une pluviométrie très faible. La pluviométrie printanière ayant par ailleurs été très faible, le déficit hydrique est vraisemblablement maximal. La pluviométrie estivale était également faible en 2001, mais la pluviométrie du début de l'année était élevée et le sol était bien rechargé en eau.

Divers auteurs ont mis en relation la croissance des pousses avec les conditions climatiques (Isik 1990 ; Collet *et al.* 2001 ; Mutke *et al.* 2003). Malgré la courte période d'observation, nous pouvons proposer l'hypothèse suivante : au niveau de l'axe principal, l'allongement des entre-nœuds de la PA de l'année *i* est lié au cumul des précipitations durant la période d'allongement des PA l'année précédente (printemps *i-1*). En effet, le faible cumul des précipitations durant la période d'allongement des PA de l'année 2000 est associé à un faible allongement de la PA du tronc de l'année 2001. Par contre, le fort cumul des précipitations durant la période d'allongement des PA de l'année 2001 est associé à un fort allongement de la PA du tronc de l'année 2002 (figure V-13). La faible longueur des PA du tronc observée en 2003 peut être perçue comme une réponse à un stress thermique subi la même année.

Nous sommes conscient que la tendance observée sur trois années, bien que confirmée sur l'échantillon de 25 individus, permet uniquement de décrire qualitativement (et non

¹¹ Le phénomène de contrôle apical de la croissance est défini et discuté dans le chapitre 2.

Tableau V-1. Longueur (L^i), nombre d'entre-nœuds (N_{en}^i) et nombre de feuilles ($N_{feuilles}^i$) de la PA du tronc de l'arbre étudié. Les valeurs moyennes et écart-types de ces trois variables mesurées sur un échantillon de 25 arbres sont présentés entre parenthèses. Le cumul des précipitations (P) et la température moyenne maximale (T max) atteinte au cours de la période d'allongement des PA (15 mai au 15 juillet) sont également précisés pour les années 2000 à 2003. Ces deux variables ont été mesurées à la station météorologique de Lavalette, située à 10km environ de la parcelle expérimentale.

Années	L^i	N_{en}^i	$N_{feuilles}^i$	P (mm)	T max (°C)
2000	85 (85.8±35.3)	31 (29.2±5.7)	(23.68±5.4)	57	28.3
2001	46.5 (66.1±39.4)	24 (29.2±5.7)	19 (21.88±8.0)	105	29.8
2002	100 (108.5±40.3)	25 (29.2±5.7)	23 (27.92±5.9)	92	29.8
2003	28 (46.5±31.2)	24 (24.5±7.3)	19 (19.64±6.4)	30	32.7

Tableau V-2. Statistiques des tests de Kolmogorov-Smirnov appliqués à la comparaison inter-annuelle des distributions de la longueur des PA, du nombre d'entre-nœuds et du nombre de feuilles portées par les PA 2001, 2002 et 2003.

	2001/2002	2001/2003	2002/2003
Longueur des PA	NS	NS	NS
Nombre d'entre-nœuds	*	NS	***
Nombre de feuilles	NS	NS	NS

NS : $P > 0.05$; * : $P \leq 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$

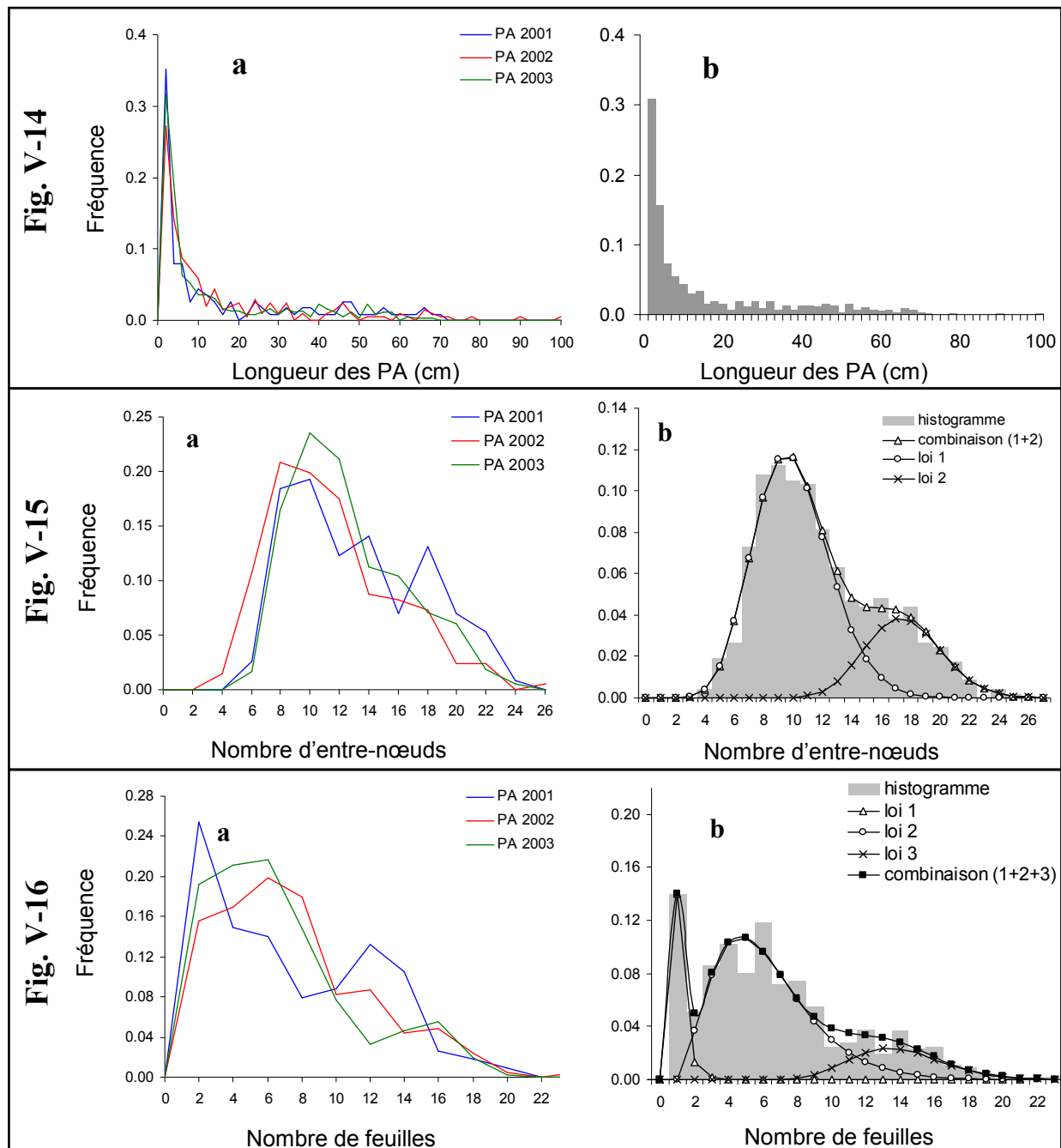


Figure V-14. Distributions de la longueur des PA de l'année 2001, 2002 et 2003 (a) et de l'ensemble des PA pour les trois années (b). Afin d'améliorer la lisibilité, les fréquences sont calculées pour des classes de 2 cm pour (a) et (b).

Figure V-15. Distributions du nombre d'entre-nœuds des PA de l'année 2001, 2002 et 2003 (a) et de l'ensemble des PA pour les trois années (b). La distribution du nombre d'entre-nœuds peut être estimée par la combinaison de deux lois binomiales de paramètres $B_1(10.0;6.5)$ et $B_2(17.5;6.5)$. Afin d'améliorer la lisibilité, les fréquences sont calculées pour des classes de 2 entre-nœuds pour (a) et 1 entre-nœud pour (b).

Figure V-16. Distributions du nombre de feuilles portées par les PA de l'année 2001, 2002 et 2003 (a) et de l'ensemble des PA pour les trois années (b). La distribution du nombre de feuilles peut être estimée par la combinaison de trois lois binomiales négatives $BN_1(1.1;0.1)$, $BN_2(6.2;8.1)$ et $BN_3(13.9;6.8)$. Afin d'améliorer la lisibilité, les fréquences sont calculées pour des classes de 2 feuilles pour (a) et de 1 feuille pour (b).

Tableau V-3. Comparaison et sélection de modèles pour décrire le nombre d'entre-nœuds et le nombre de feuilles selon le critère statistique BIC. Ce critère de vraisemblance pénalisée permettent de sélectionner le modèle réalisant le meilleur compromis entre ajustement aux données et parcimonie du modèle. NB désigne une loi binomiale négative et B désigne une loi binomiale. La valeur du chiffre devant ces lettres désigne le nombre de lois utilisées dans la combinaison.

Variable	2NB	2B	3NB	3B
Nombre d'entre-nœuds	-3822.77	-3819.19	-3843.34	-3845.17
Nombre de feuilles	-3782.41	-3950.02	-3785.35	-3862.71

quantitativement) la relation entre facteurs climatiques et caractéristiques morphologiques des PA de l'arbre étudié. L'hypothèse proposée ici est donc que la longueur totale des PA est modulée par les conditions environnementales durant la période de formation du bourgeon, mais que le nombre d'entre-nœuds n'est pas sensible aux conditions environnementales. Notons que, du point de vue du fonctionnement de la plante, supposer un effet des précipitations de l'année précédente suggère un effet des conditions hydriques sur l'accumulation de réserves.

Ces conclusions sont en accord avec les résultats de Mutke *et al.* (2003) qui observent une forte corrélation entre la longueur finale des PA de *Pinus pinea* et le cumul des précipitations du mois de juin de l'année précédente, et non avec le cumul des précipitations du mois de juin de la même année. De même, Isik (1990) a également mis en évidence chez *Pinus nigra* une relation entre la longueur des PA terminales et le cumul des précipitations du mois d'avril de l'année précédent l'allongement, et non avec celui de l'année même. Notons que les résultats des ces deux études proviennent de matériel végétal situé en région méditerranéenne (Espagne centrale et Anatolie centrale, respectivement), où le facteur climatique limitant est le plus souvent la disponibilité en eau.

En revanche, chez les espèces de Pins dont les unités de croissance sont partiellement préformées dans le bourgeon, plusieurs auteurs ont montré que la longueur des PA dépend davantage du nombre d'entre-nœuds plutôt que de leur longueur individuelle (Kremer 1992 ; Chuine *et al.* 2001). Ce comportement de croissance est différent de celui observé sur nos données puisque nous observons au contraire que le nombre d'entre-nœuds est quasi-constant au cours des années 2001, 2002 et 2003. Par ailleurs, Kremer (1992) a mis en évidence chez *Pinus radiata* (où les unités de croissance sont partiellement préformées) que la longueur des pousses terminales dépend à la fois des précipitations de l'année courante et de celles de l'année précédente.

3.2 Distribution de la longueur, du nombre d'entre-nœuds et du nombre de feuilles des PA 2001, 2002 et 2003

Les figures V-14, 15 et 16 représentent la distribution de la longueur des PA, du nombre d'entre-nœuds et du nombre de feuilles des PA des années 2001 ($n=114$), 2002 ($n=206$) et 2003 ($n=365$) considérées seules ou regroupées en une seule population ($n=685$). Quatre modèles ont été testés sur la distribution de ces trois variables en considérant l'ensemble des données mesurées les trois années. Les quatre modèles consistent en la combinaison de deux ou trois lois binomiales ou binomiales négatives (selon la méthode utilisée par Guédon et Costes 1997).

Les distributions des longueurs des PA des années 2001, 2002 et 2003 ont le même profil (figure V-14a) et ne sont pas significativement différentes (tableau V-2).

Les distributions du nombre d'entre-nœuds des PA des années 2001 vs 2002 et 2002 vs 2003 sont significativement différentes (figure V-15a, tableau V-2). Les valeurs absolues du critère BIC des variables nombre d'entre-nœuds et nombre de feuilles sont proches. Les valeurs de BIC les plus faibles concernant la variable nombre d'entre-nœuds sont observées pour la combinaison de deux lois binomiales (tableau V-3). La distribution du nombre d'entre-nœuds observée sur l'ensemble des PA des années 2001 à 2003 permet de distinguer aisément deux modes (figure V-15b).

Les distributions du nombre de feuilles ne présentent pas de différences inter-annuelles significatives (tableau V-2). Les valeurs absolues de BIC les plus faibles sont obtenues pour le modèle constitué d'une combinaison de deux ou trois lois binomiales négatives (figure V-16b, tableau V-3).

Interprétation des résultats

L'absence de différence inter-annuelle significative entre distributions de la longueur des PA (tableau V-2) est à rapprocher de la forte variabilité inter-annuelle de la longueur des PA du tronc (figure V-8). Ces deux résultats montrent qu'une réponse de l'arbre à la variabilité des conditions climatiques peut être observée sur les PA du tronc mais ne se traduit pas par des différences statistiques lorsque l'ensemble des PA de l'année est considéré. Ce résultat souligne la nécessité de considérer la longueur individuelle des PA, et non la distribution de l'ensemble des PA, pour appréhender la réponse potentielle des PA à une variabilité climatique.

Le meilleur ajustement des modèles testés sur la distribution du nombre d'entre-nœuds met en évidence deux modes (figure V-15b). Ce résultat est en accord avec ceux obtenus chez la même espèce par Sabatier (1999) qui associe ces deux modes aux populations de pousses courtes et pousses longues. Les trois modes de la distribution du nombre de feuilles (figure V-16b) distinguent trois populations de PA : (i) les PA portant 1 ou 2 feuilles, (ii) les PA portant entre 3 et 11 feuilles et (iii) celle portant 12 feuilles ou plus.

A notre connaissance, le profil de distribution du nombre de feuilles par PA a été caractérisé chez *Julans regia* (Sabatier *et al.* 1995) mais l'échantillonnage a été réalisé sur des PA florifères et des PA végétatives bicycliques, ce qui rend délicat la comparaison avec nos résultats. Par ailleurs, la distinction de pousses courtes et pousses longues a été mise en

Fig. V-17

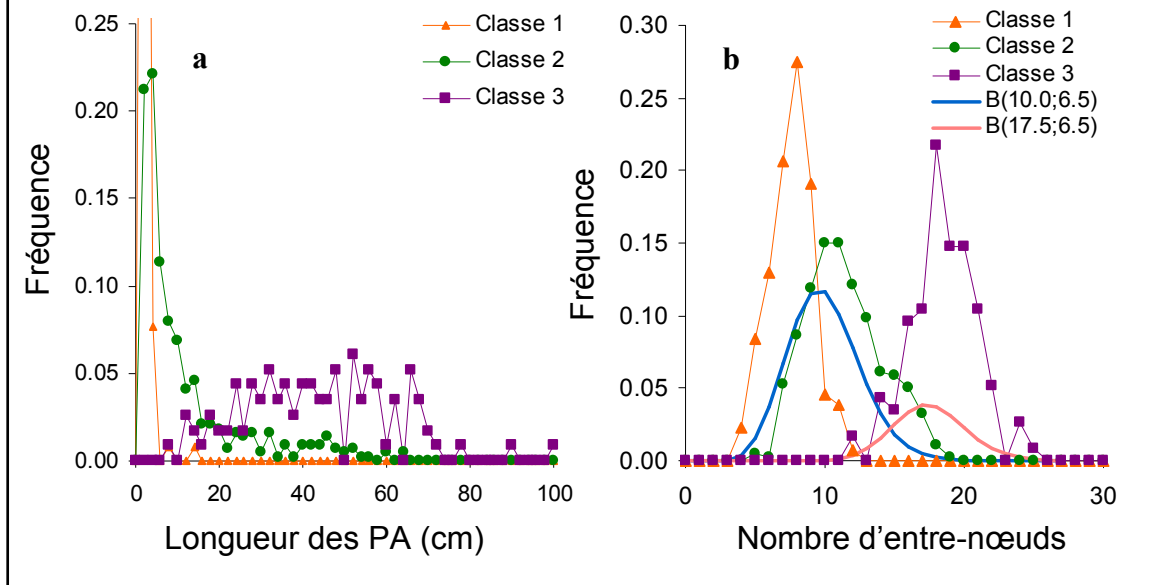


Tableau V-4. Nombre de PA des années 2001, 2002 et 2003 par classe (classe 1 : $N_{\text{feuilles}} \leq 2$, classe 2 : $3 \leq N_{\text{feuilles}} \leq 11$ et classe 3 : $N_{\text{feuilles}} \geq 12$) et par années de croissance.

	2001	2002	2003	Somme
Classe 1	29	32	70	131
Classe 2	60	137	242	439
Classe 3	25	37	53	115
Somme	114	206	365	685

Figure V-17. Distributions de la longueur des PA (a) et du nombre d'entre-nœuds (b) de l'ensemble des années 2001, 2002 et 2003 pour chaque classe. Afin d'améliorer la lisibilité de (a), l'axe des ordonnées a été tracé pour [0.00;0.15], la valeur ($x=1; y=0.73$) de la classe 1 n'apparaît donc pas sur ce graphique. Les paramètres des deux lois binomiales estimées précédemment (figure 15b) sont représentés en (b). Les trois classes sont définies telles que $N_{\text{feuille}} \leq 2$, $3 \leq N_{\text{feuille}} \leq 11$ et $N_{\text{feuille}} > 11$, respectivement.

évidence chez le Noyer et de nombreuses autres espèces (*Acer*, *Cedrus*, *Corylus*, *Pyrus*, *Populus*, *Fagus*, *Betula*, *Larix* ...) mais très peu de travaux proposent des hypothèses fonctionnelles du déterminisme de ces deux types de PA (Cochard *et al.* 2005). La typologie des PA en fonction du nombre d'entre-nœuds ou du nombre de feuilles pose plusieurs questions : quels facteurs morphogénétiques et/ou physiologiques permettent d'expliquer cette typologie marquée des PA ? Quel est le rôle respectif de ces facteurs ? Quels mécanismes sont impliqués ?

Dans la partie suivante, nous avons choisi d'analyser le nombre de feuilles portées par PA en fonction de variables mesurées ou calculées sur les représentations tridimensionnelles du Noyer étudié. Les trois classes de PA ont été distinguées sur la base des analyses statistiques présentées précédemment (tableau V-3 et figure V-16b) : la classe 1 ($N_{\text{feuilles}} \leq 2$), la classe 2 ($3 \leq N_{\text{feuilles}} \leq 11$) et la classe 3 ($N_{\text{feuilles}} \geq 12$). Notons que la limite des classes est en partie arbitraire car les distributions des trois classes se chevauchent partiellement. Dans cette partie, nous allons étudier la position et la disponibilité locale en lumière afin de vérifier si ces variables sont reliées au nombre de feuilles par PA. Puisqu'il n'y a pas de différence significative entre les distributions du nombre de feuilles portées par les PA des années 2001, 2002 et 2003, nous avons groupé les données.

3.3 Relation entre nombre de feuilles, position des PA dans la couronne et disponibilité en lumière

3.3.1 Typologie des pousses annuelles

La classe 1 regroupe des PA d'une longueur inférieure à 4 cm (figure V-17a). La classe 2 regroupe des PA d'une longueur comprise entre 2 et 64 cm, et 80% des PA de cette classe ont une longueur comprise entre 2 et 16 cm. La classe 3 regroupe des PA entre 8 et 100 cm et 80% des PA ont une longueur comprises entre 30 et 80 cm. L'effectif des trois classes est respectivement de 131, 439 et 115 PA (tableau V-4).

La distribution du nombre d'entre-nœuds met en évidence un mélange de trois distributions distinctes (figure V-17b). Celles des classes 1 et 3 ne se chevauchent quasiment pas, la distribution du nombre d'entre-nœuds de la classe 2 occupe une position intermédiaire. Les intervalles de variation des distributions des classes 1 ([4 ; 13]) et 2 ([6 ; 20]) sont compris dans ceux de la lois B_1 (10.0 ; 6.5) estimée précédemment (figure V-15b). L'intervalle de variation de la distribution du nombre d'entre-nœuds de la classe 3 ([13 ; 26]) est compris dans celui de la lois B_2 (17.5 ; 6.5).

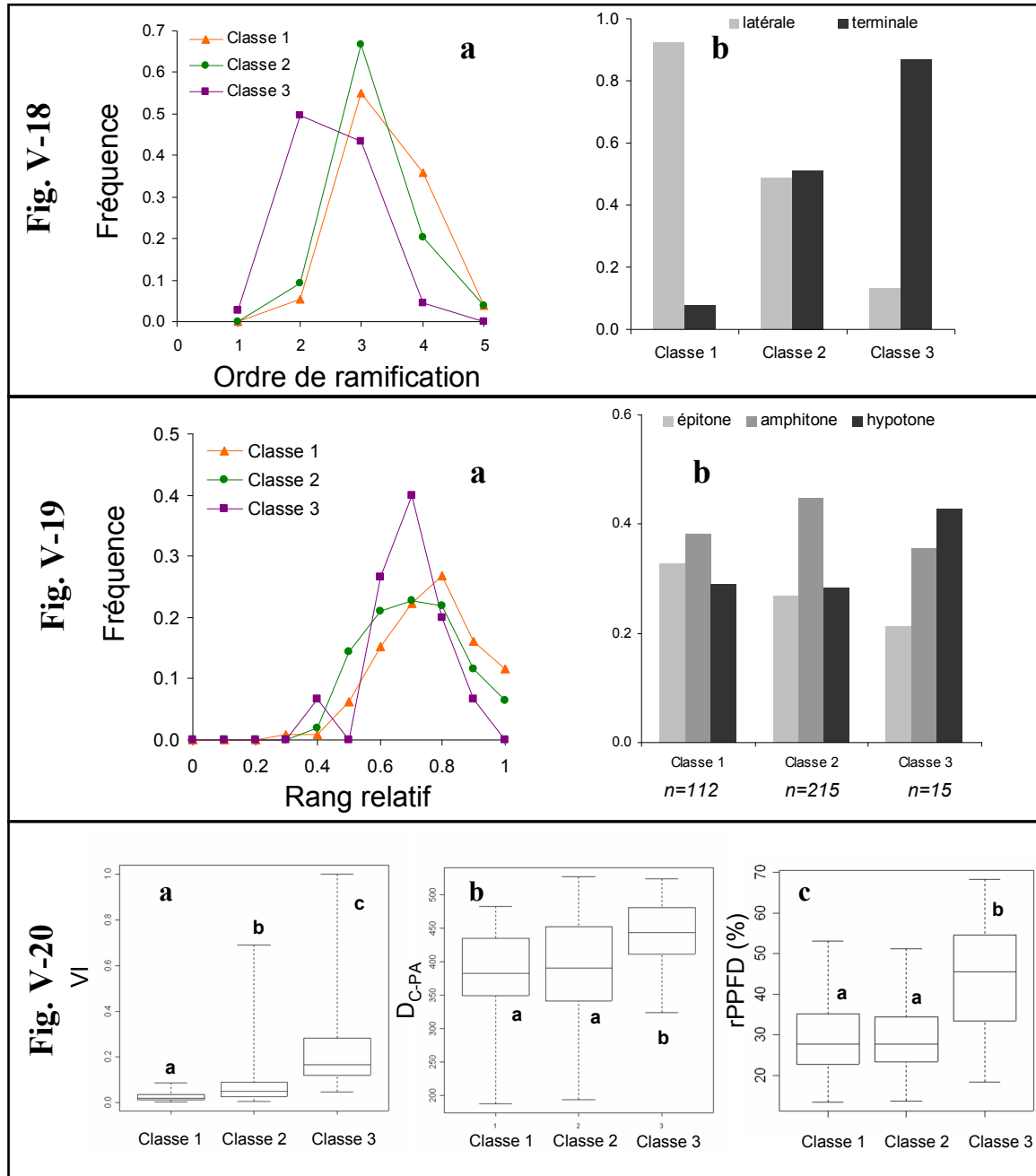


Figure V-18. Distribution de l'ordre de ramification des PA (a) de l'ensemble des années 2001, 2002 et 2003 pour chaque classe. Répartition de la nature de la relation topologique entre PA mère/PA fille par classe, pour les PA des années 2001, 2002 et 2003.

Figure V-19. Fréquence d'observation des PA latérales des années 2001, 2002 et 2003 en fonction de leur rang relatif sur le porteur pour les trois classes de PA (a). Répartition des PA latérales des années 2001, 2002 et 2003 par classe en fonction de leur direction de croissance (b).

Figure V-20. Représentation en boîte à moustaches de la distribution de VI (a), D_{C-PA} (b) et $rPPFD$ (c) pour les trois classes de PA de l'année 2003. Les barres aux extrémités des tirets indiquent les valeurs minimales et maximales de la variable. Les résultats du test de Kruskal-Wallis sont indiquées avec les lettres à proximité des boîtes. Les lettres différentes indiquent des différences significatives.

Tableau V-5. Statistiques des variables VI , D_{C-PA} et $rPPFD$ pour les trois classes de PA de l'année 2003. Les différentes lettres indiquent des différences significatives entre classe (test de Kruskal-Wallis).

Variable	Classes	Moyenne±Ecart-type	Minimum	Maximum
VI	1	0.03±0.02 ^a	0.003	0.085
	2	0.08±0.10 ^b	0.005	0.690
	3	0.22±0.17 ^c	0.047	1.000
D_{C-PA}	1	382±57 ^a	187	483
	2	394±67 ^a	193	527
	3	444±50 ^b	324	524
$rPPFD$	1	27.8±10.0 ^a	13.4	61.0
	2	27.6±8.0 ^a	13.7	53.8
	3	42.1±12.3 ^b	23.9	62.9

Tableau V-6 : Statistiques des régressions entre le nombre de feuilles portées par les PA de l'année 2003 et les variables VI , D_{C-PA} et $rPPFD$.

Modèle de régression		Relation topologique PA mère - PA fille	
		terminale	latérale
$N_{feuilles}^{2003} = \alpha(1 - \exp(-\beta \cdot VI^{2003})) + \varepsilon$	n	192	173
	α	15.27	8.27
	β	14.40	12.30
	r^2	0.72	0.47
	P	***	***
$N_{feuilles}^{2003} = \alpha \cdot D_{C-PA}^{2003} + \beta + \varepsilon$	α	0.05	0.03
	β	-10.32	-7.23
	r^2	0.44	0.24
	P	***	***
$N_{feuilles}^{2003} = \alpha \cdot rPPFD^{2003} + \beta + \varepsilon$	α	0.3	0.1
	β	0.1	1.7
	r^2	0.46	0.07
	P	***	**

NS : $P > 0.05$; * : $P \leq 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$

Fig. V-21

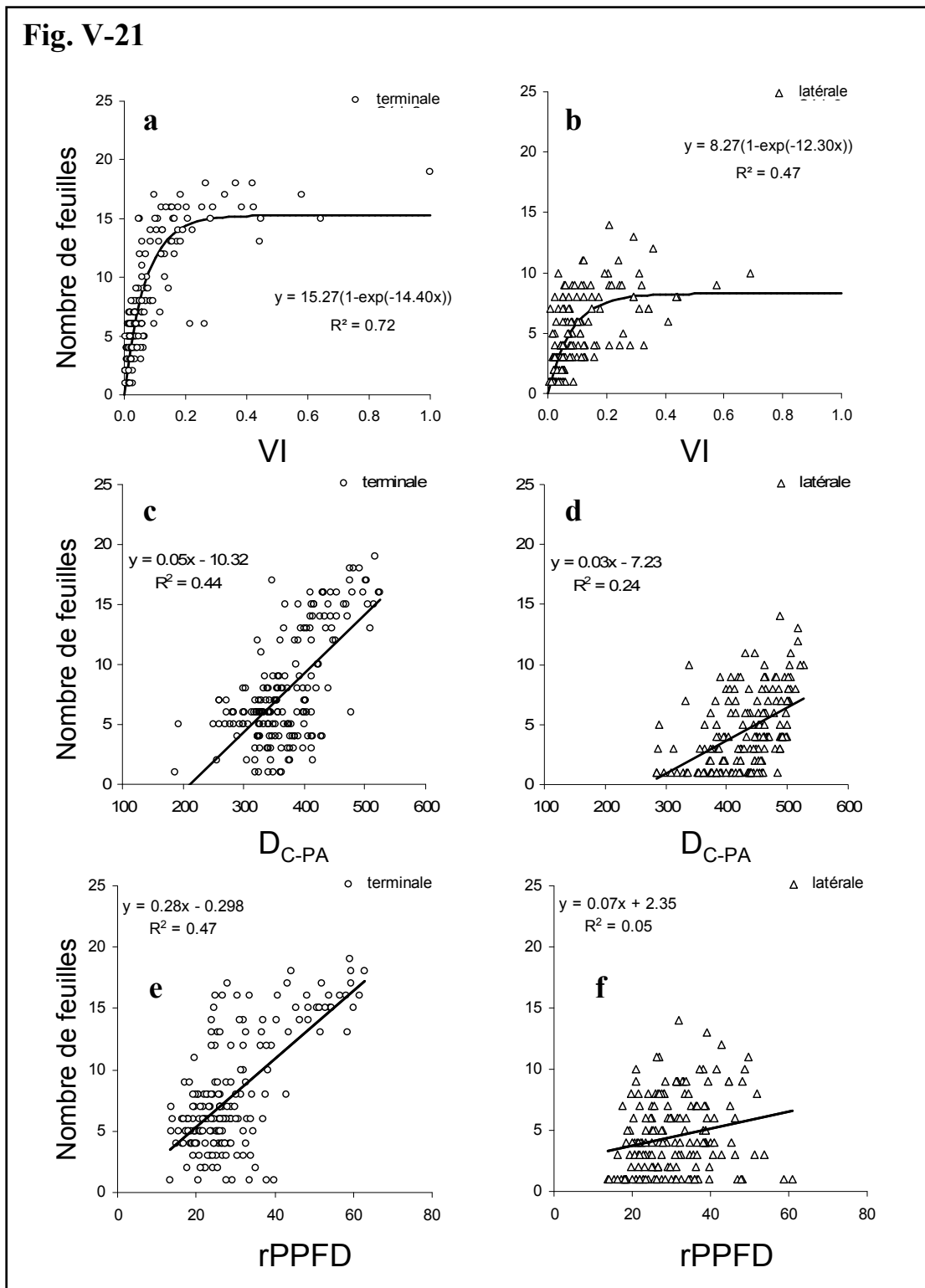


Figure V-21. Nombre de feuilles par PA de l'année 2003 en fonction de VI (a,b), de D_{C-PA} (c,d) et de $rPPFD$ (e,f). La nature de la relation topologique entre PA fille et PA mère (PA terminale à gauche, PA latérale à droite) a été distinguée. Le meilleur ajustement est tracé pour chaque graphique. Les statistiques des régressions figurent tableau 6.

La figure V-18 précise la position dans la couronne des trois classes de PA grâce aux variables ordre de ramification et relation topologique avec le porteur. Les PA de la classe 1 présentent une distribution de l'ordre de ramification proche de celle des PA de la classe 2 (figure V-18a) et les PA de la classe 1 sont situées majoritairement en position latérale (figure V-18b). La tendance inverse est observée pour les PA de la classe 3 : leur ordre de ramification est plus faible que celui des classes 2 et 3 et elles sont situées majoritairement en position terminale. Les PA de la classe 2 occupent une position intermédiaire : elles sont composées pour moitié de PA latérales et terminales.

Le rang relatif d'insertion sur le porteur et la direction de croissance ont également été représentés pour les PA situées en position latérale (figure V-19). Les PA situées en position latérale présentent une répartition sur la PA porteuse proche entre classes (figure V-19a). Le profil de la distribution de la classe 3 peut être expliqué par un faible effectif ($n=15$). La fréquence de PA situées en position épitome diminue pour des classes de PA portant un nombre croissant de feuilles (figure V-19b). La classe 3 présente une fréquence de PA en position hypotomes sur la branche plus élevée que les deux autres classes. Il s'agit des PA composant les axes qualifiées de relais. Le faible effectif de la classe 3 ($n=15$ vs $n=112$ et $n=215$) rend cependant la comparaison délicate.

3.3.2 Indice de vigueur, distance collet-PA et disponibilité en lumière (de l'année courante)

L'indice de vigueur n'ayant été calculé que pour les PA de l'année 2003, seuls les résultats des PA de cette année sont présentés dans la figure V-20. L'indice de vigueur moyen des classes 1, 2 et 3 est égal à 0.03 ± 0.02 , 0.08 ± 0.10 et 0.22 ± 0.17 , respectivement (figure V-20a). La valeur moyenne de D_{C-PA} des classes 1, 2 et 3 est égal à 382 ± 57 , 394 ± 67 et 444 ± 50 , respectivement (figure V-20b). La valeur moyenne de $rPPFD$ des classes 1, 2 et 3 est égale à 27.8 ± 10.0 , 27.6 ± 8.0 et 42.1 ± 12.3 , respectivement (figure V-20c). VI est significativement différent entre les trois classes (tableau V-5). En revanche, seule la classe 3 est significativement différente des deux autres concernant les variables D_{C-PA} et $rPPFD$.

La figure V-21 représente le nombre de feuilles portées par les PA de l'année 2003 en fonction de VI , D_{C-PA} et $rPPFD$. La relation topologique entre la PA et son porteur (terminale ou latérale) est distinguée. Le meilleur ajustement aux données a été tracé, i.e. un ajustement linéaire pour les variables D_{C-PA} et $rPPFD$ et de forme exponentielle pour VI . Toutes les régressions sont statistiquement significatives (tableau V-6).

Fig. V-22

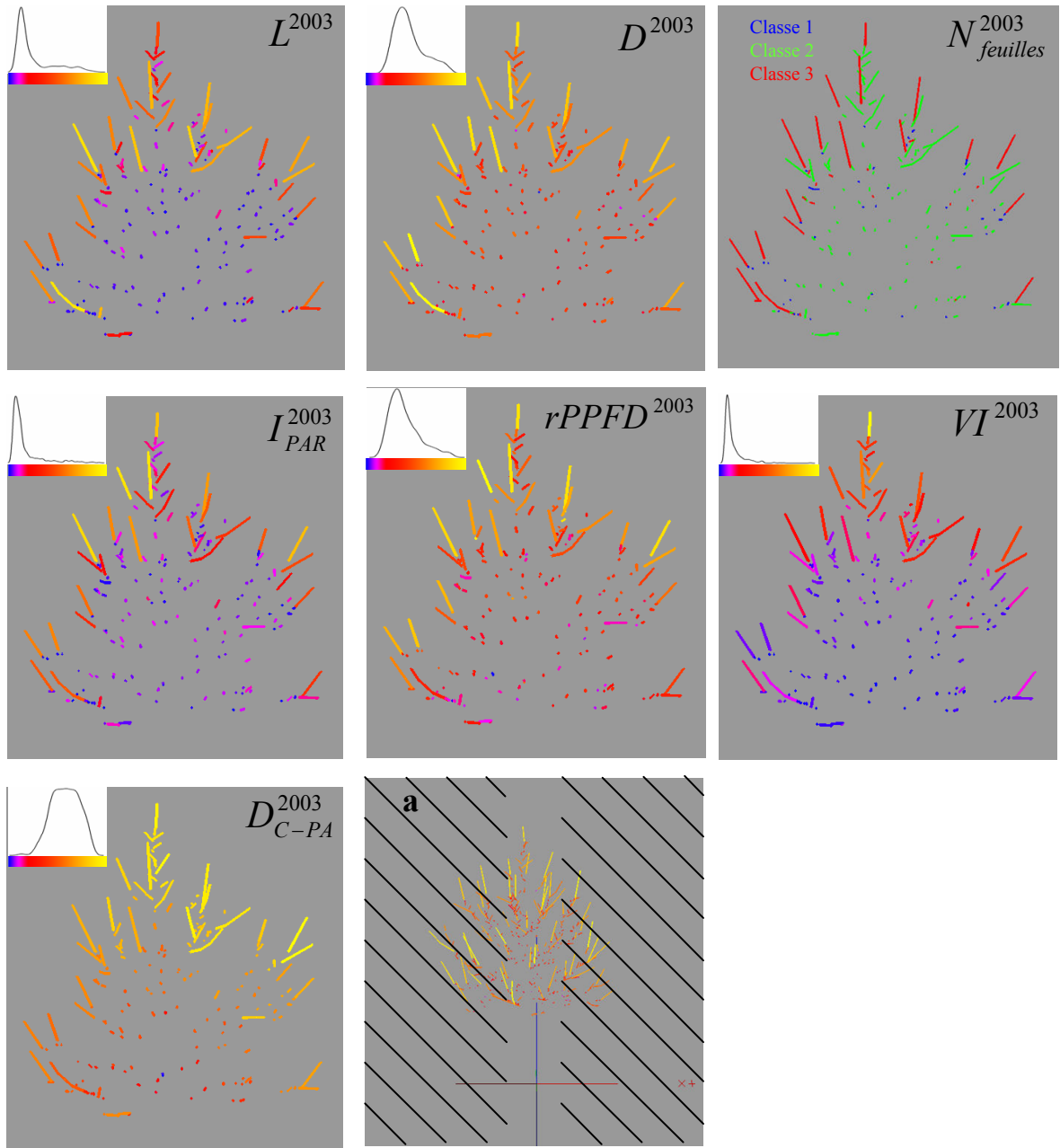


Figure V-22. Représentation de la longueur (L_s^{2003}), du diamètre (D^{2003}), du nombre de feuilles ($N_{feuilles}^{2003}$), du rayonnement total intercepté (I_{PAR}^{2003}), de la disponibilité en lumière ($rPPFD^{2003}$), de l'indice de vigueur (VI) et de la distance collet – PA (D_{C-PA}) pour les PA de l'année 2003. Seules les PA situées entre les deux plans de coupe perpendiculaires à l'axe des X et distant de 1m sont représentées, les volumes omis des représentations sont hachurés (a). La distribution des variables (pour les PA de la couronne entière) et la palette de couleur associée sont indiquées sur chaque figure.

Les trois variables VI , D_{C-PA} et $rPPFD$ permettent d'expliquer 72%, 44% et 46% de la variabilité du nombre de feuilles portées par les PA de l'année 2003 en position terminale (figure V-21a, c et e). En revanche, les tendances observées pour les PA en position latérale sont plus floues : les nuages de points sont plus dispersés et la part de variabilité expliquée par les régressions est inférieure à celle des PA en position terminale (47% vs 72%, 24% vs 44% et 7% vs 46%).

3.3.3 Interprétation des résultats

La classification réalisée sur le nombre de feuilles (en trois classes) peut être rapprochée du caractère bimodal de la distribution du nombre d'entre-nœuds. Chez le Noyer, la première composante de la distribution du nombre d'entre nœuds peut être associée aux pousses courtes, et la seconde aux pousses longues (Sabatier 1999). La figure V-17b montre que les classes 1 et 2 peuvent être associées à des pousses courtes et la classe 3 à des pousses longues.

Nous étudions l'hypothèse selon laquelle la distinction des deux sous-populations de PA (classes 1 et 2) pourrait être expliquée par des conditions de croissance très contrastées, notamment du point de vue de l'accès à la lumière. La caractérisation de la position et de la disponibilité en lumière permet d'apporter des éléments de réponse. Le facteur « rang relatif du métamère porteur » et « direction de croissance » ne semble pas être impliqué car leur profil est similaire entre les classes 1 et 2. Par ailleurs, la disponibilité en lumière et la distance collet - PA est similaire entre ces deux classes. En revanche, les PA de la classe 1 se distinguent par un VI plus faible (i.e. une surface potentielle de tissu conducteur plus faible) que celui de la classe 2 (tableau V-5) et elles sont situées préférentiellement en position latérale. Le déterminisme du nombre de feuilles portées par les PA des classes 1 et 2 semble donc répondre à une contrainte de type architecture hydraulique et la disponibilité en lumière lors de la croissance des PA ne semble pas impliquée.

Par ailleurs, les PA de la classe 3 sont situées préférentiellement en position terminale et en périphérie de la couronne (figure V-22). Les valeurs moyennes de l'indice de vigueur, de la distance moyenne collet - PA et de la disponibilité en lumière sont supérieures à celles des PA des classes 1 et 2. Ces résultats peuvent être analysés selon un gradient vertical (illustré sur la figure V-22) : (i) la disponibilité en lumière reste toujours relativement élevée (couleur jaune à orange), (ii) la distance collet - PA évolue graduellement avec la verticale, (iii) en revanche l'indice de vigueur évolue fortement depuis le sommet de l'arbre ($VI=1.0$) jusqu'à la base de l'arbre où VI atteint des valeurs très faibles. Il existe donc des PA ayant plus de 12 feuilles et ayant un VI faible ($VI < 0.05$).

Par ailleurs, les variables VI , D_{C-PA} et $rPPFD$ permettent d'expliquer une part de la variabilité du nombre de feuilles plus importante lorsqu'il s'agit de PA en position terminale que latérale. Le fait que les PA terminales répondent mieux aux variations de ces variables est argument en faveur d'un contrôle apical de la croissance. En effet, ce résultat peut être interprété de la manière suivante : les conditions de croissance (évaluées par les variables VI , D_{C-PA} et $rPPFD$) exercent un faible effet sur le nombre de feuilles des PA en position latérale car un processus endogène fort (contrôle apical) contrôle le nombre de feuilles mises en place sur les pousses latérales.

De plus, bien que les mécanismes conduisant à la croissance par néoformation ne soient pas formalisés d'un point de vue physiologique, on constate que ce phénomène apparaît, chez le Noyer, sur les rameaux les plus vigoureux d'arbres jeunes et lorsque les conditions de croissance sont favorables (Dreyer 1984). On peut donc raisonnablement penser que les pousses terminales sont plus susceptibles d'être partiellement néoformées que les pousses latérales généralement moins vigoureuses, excepté les PA qualifiées de relais. Dans ce sens, on peut émettre l'hypothèse que la variabilité du nombre de feuilles portées par les PA terminales est mieux expliquée que celle des PA latérales car une fraction des feuilles portées par les PA terminales sont néoformées et l'intensité de la néoformation peut être expliquée par les variables VI , D_{C-PA} et $rPPFD$.

3.4 Analyse des effets inter-annuels entre PA mère et PA fille

3.4.1 Effets de la position des PA et de la disponibilité en lumière sur la longueur des PA

3.4.1.1 Analyses univariées

Afin de tester si la combinaison de variables améliore la part de variabilité expliquée de la croissance des PA, les résultats de régressions simples et multiples ont été comparés. Etant donné la variabilité de la longueur des PA entre les trois années étudiées (figure V-8), l'effet « année » a été pris en compte. La variable réponse est la longueur des PA.

Dans un premier temps, nous avons analysé le logarithme de la longueur des PA sans distinguer la nature de la relation topologique avec la PA mère. Les mêmes types d'ajustements ont été réalisés que pour la variable réponse $N_{feuilles}$: des régressions linéaires pour les variables D_{C-PA} et $rPPFD$ et de forme exponentielle pour la variable VI . Les trois régressions sont statistiquement significatives. Les trois variables VI , D_{C-PA} et $rPPFD$

Fig. V-23

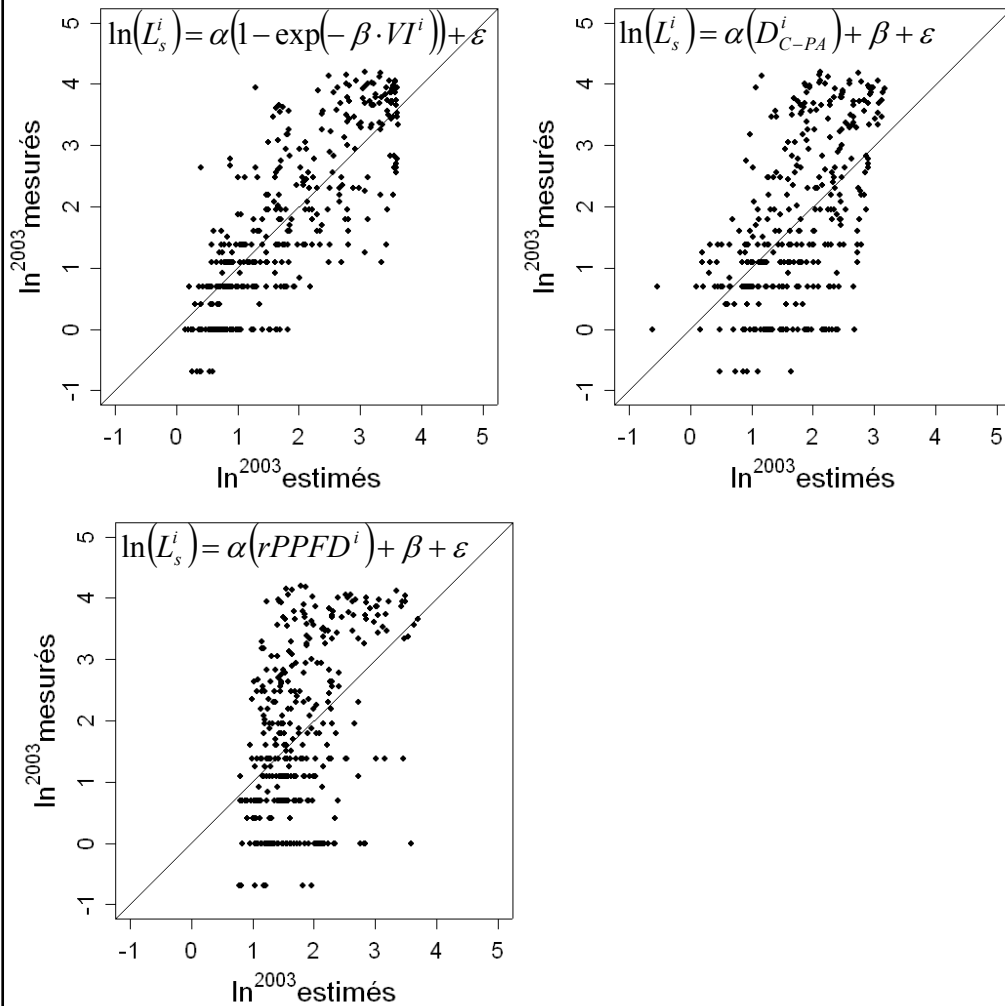


Tableau V-7. Statistiques des régressions simples entre le logarithme de la longueur des PA de l'année i (variable réponse) et la disponibilité en lumière ($rPPFD$), la distance collet - PA (D_{C-PA}), et l'indice de vigueur (VI) (variables explicatives) de la PA de l'année i .

	2001		2002		2003	
Effectif	114		206		365	
Modèle de régression	r^2	P	r^2	P	r^2	P
$\ln(L^i) = \alpha(1 - \exp(-\beta \cdot VI^i)) + y_0 + \varepsilon$					0.64	***
$\ln(L^i) = \alpha(D_{C-PA}^i) + \beta + \varepsilon$	0.36	***	0.19	***	0.30	***
$\ln(L^i) = \alpha(rPPFD^i) + \beta + \varepsilon$	0.12	***	0.20	***	0.21	***
NS : $P > 0.05$; * : $P \leq 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$						

Figure V-23. Logarithme de la longueur mesurée des PA de l'année 2003 en fonction du logarithme de la longueur estimée à partir des modèles de régressions indiqués en haut des graphiques. La droite $y=x$ est représentée.

Fig. V-24.

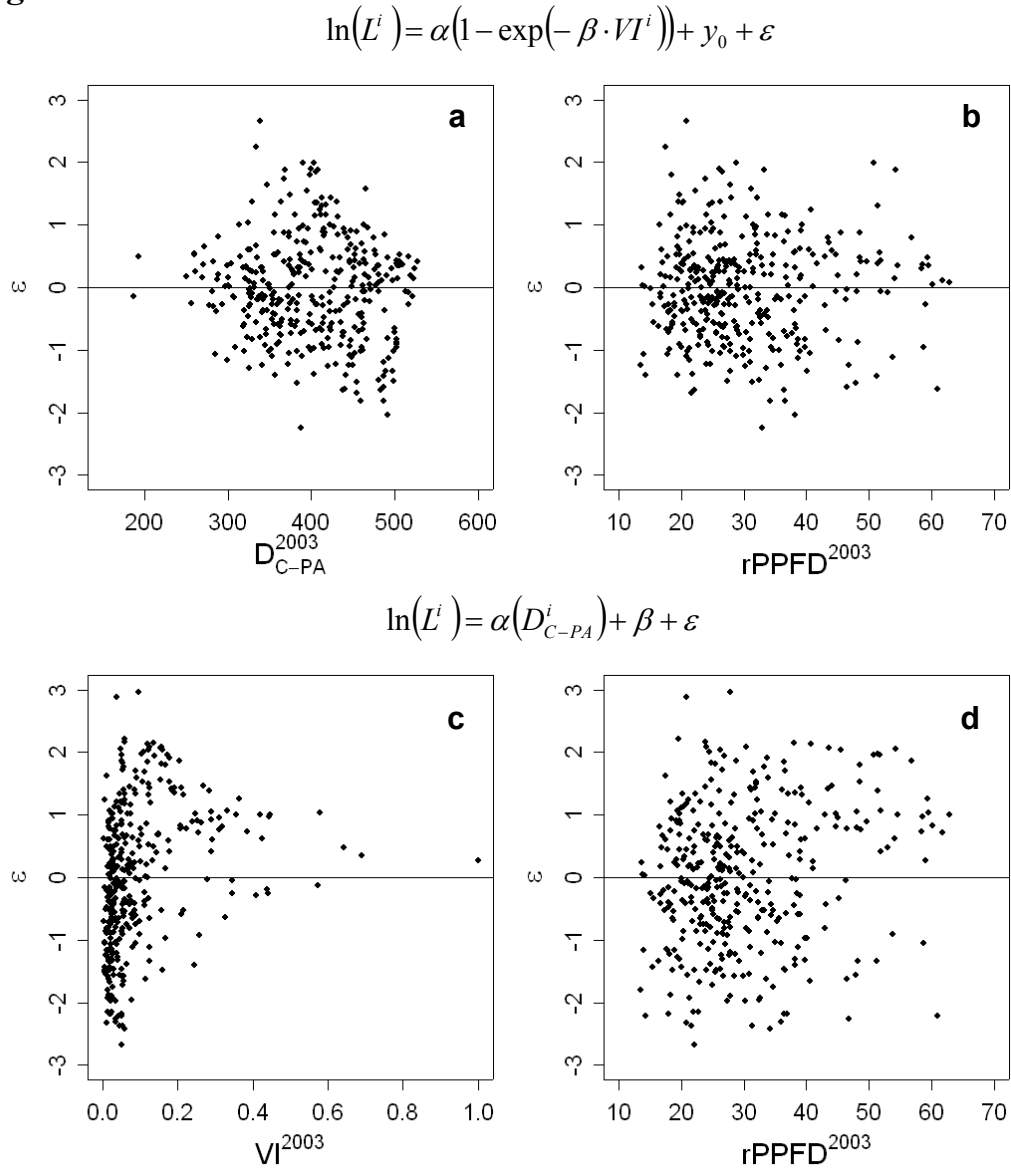


Figure V-24. Résidus du modèle $\ln(L^{2003})=f(VI^{2003})$ en fonction des variables D_{C-PA} (a) et $rPPFD^{2003}$ (b) et résidus du modèle $\ln(L^{2003})=f(D_{C-PA})$ en fonction des variables VI^{2003} (c) et $rPPFD^{2003}$ (d).

Fig. V-25

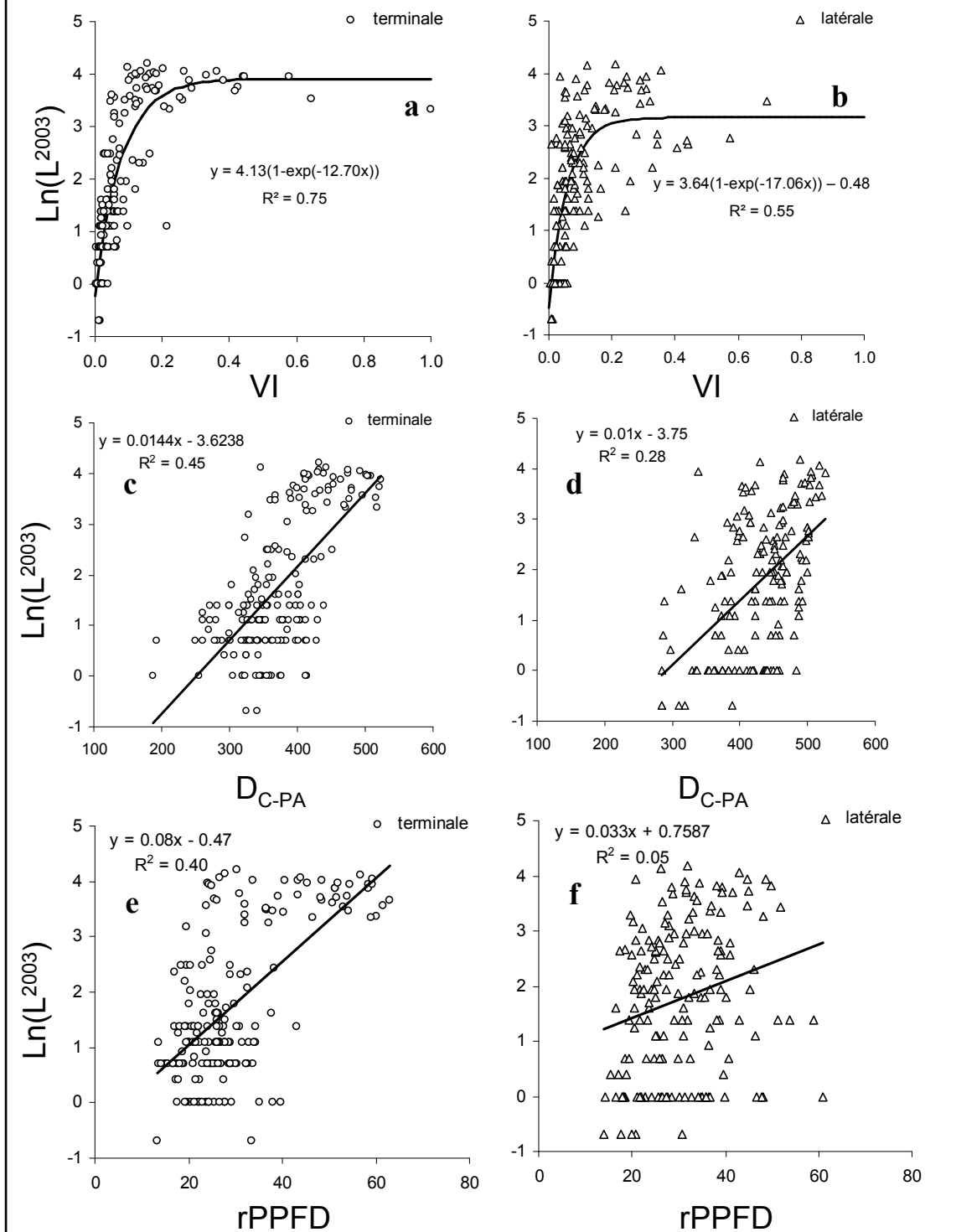


Figure V-25. Logarithme de la longueur des PA de l'année 2003 en fonction de VI (a,b), de D_{C-PA} (c,d) et de $rPPFD$ (e,f). La nature de la relation topologique entre PA fille et PA mère (PA terminale à gauche, PA latérale à droite) a été distinguée.

considérées seules expliquent au maximum 64% de la variabilité de la longueur des PA (tableau V-7). $rPPFD^i$ n'explique qu'une faible part de la longueur des PA, comprise entre 12 et 21%. La part de variabilité expliquée par D_{C-PA} est supérieure, sauf en 2002. En 2003, l'indice de vigueur est la variable qui explique le mieux la variabilité de la longueur des PA.

Afin de compléter et visualiser les résultats du tableau V-7, les longueurs mesurées ont été représentées en fonction des valeurs estimées par chacun des trois modèles testés (figure V-23). Ces trois graphiques montrent une importante dispersion des nuages de points autour de la droite $y=x$ pour tous les modèles, y compris pour le modèle présentant le meilleur ajustement aux données ($\ln(L^{2003})=f(VI^{2003})$). Les biais les plus élevés de ces trois modèles sont observés pour des PA d'une longueur inférieure à 3 cm environ ($\ln(L^{2003}) < 1.0$).

Ensuite, nous avons testé si les résidus des modèles les plus explicatifs, à savoir $\ln(L^{2003})=f(VI^{2003})$ et $\ln(L^{2003})=f(D_{C-PA})$, expriment une tendance particulière en fonction des variables VI , D_{C-PA} et $rPPFD$ (figure V-24). Les résidus du modèle $\ln(L^{2003})=f(VI^{2003})$ ne présentent pas de tendance particulière en fonction de D_{C-PA} et $rPPFD$ (figure V-24a et b). Aucune tendance ne se dégage des résidus du modèle $\ln(L^{2003})=f(D_{C-PA})$ en fonction de $rPPFD$ (figure V-24d). En revanche, les résidus de ce modèle montrent une diminution marquée avec la variable VI (figure V-24c). Ce résultat suggère que l'association de la variable VI à D_{C-PA} peut améliorer la part de variabilité expliquée par rapport à un modèle à une variable.

Dans un deuxième temps, le logarithme de la longueur des PA a été représenté en fonction des variables VI , D_{C-PA} et $rPPFD$ en distinguant la nature de la relation topologique avec la PA mère (terminale ou latérale, figure V-25). Les six régressions sont statistiquement significatives. Une tendance équivalente à la variable réponse $N_{feuilles}$ est observée (cf. figure V-21). Les coefficients de détermination les plus élevés sont observés pour les PA en position terminale (0.74 vs 0.54, 0.45 vs 0.28 et 0.40 vs 0.05).

3.4.1.2 Analyses multi-variées

Nous avons analysé si la combinaison de variables explicatives permet d'améliorer la part de variabilité expliquée de la variable réponse. Les trois modèles testés sont de la forme :

$$\begin{aligned}\ln(L^{2003}) &= \alpha(1 - \exp(-\beta \cdot VI^{2003})) + (\chi \cdot D_{C-PA}^{2003} + \delta) + \varepsilon \\ \ln(L^{2003}) &= \alpha(1 - \exp(-\beta \cdot VI^{2003})) + (\chi \cdot rPPFD^{2003} + \delta) + \varepsilon \\ \ln(L^i) &= (\alpha \cdot D_{C-PA}^i + \beta) + (\chi \cdot rPPFD^i + \delta) + \varepsilon \quad \text{pour } i = 2001, i = 2002 \text{ ou } i = 2003\end{aligned}$$

Fig. V-26

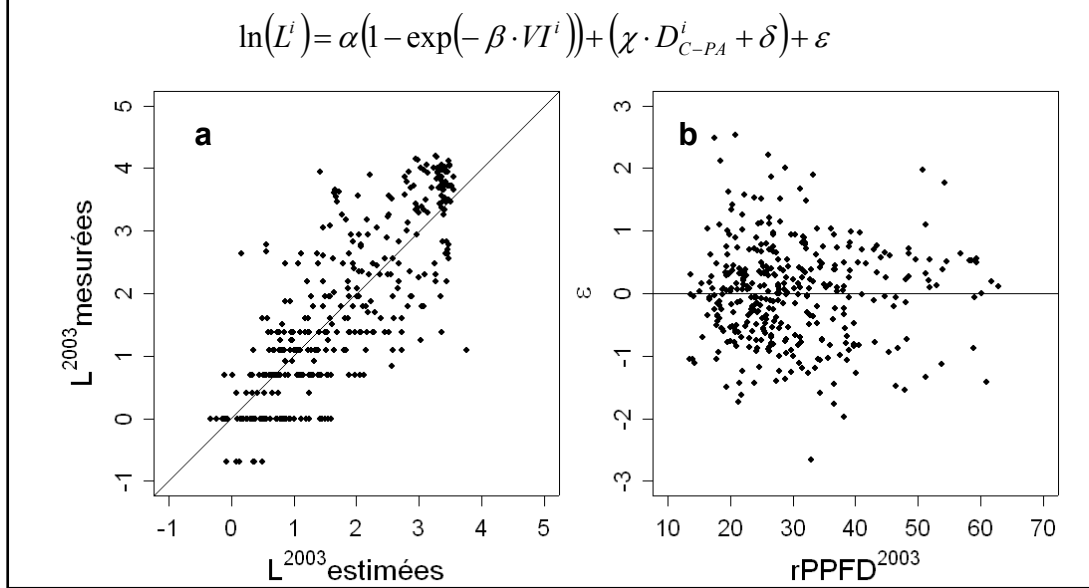


Tableau V-8. Statistiques des régressions multiples. La variable réponse est le logarithme de la longueur des PA ($\ln(L^i)$). Les trois variables explicatives testées sont : l'indice de vigueur de la PA de l'année i (VI^i), la distance collet - PA (D_{C-PA}) et la disponibilité en lumière des PA de l'année i ($rPPFD^i$). La nature de la relation topologique entre la PA de l'année i et son porteur (Γ^i) a été distinguée.

	2001		2002		2003	
Effectif	114		206		365	
	r^2	P	r^2	P	r^2	P
$\ln(L^i) = \alpha(1 - \exp(-\beta \cdot VI^i)) + (\chi \cdot D_{C-PA}^i + \delta) + \varepsilon$						
$\ln(L^i) = f(VI^i, D_{C-PA}^i)$	-	-	-	-	0.66	***
$\ln(L^i) = f(VI^i, D_{C-PA}^i, \Gamma^i = \text{latérale})$	-	-	-	-	0.60	***
$\ln(L^i) = f(VI^i, D_{C-PA}^i, \Gamma^i = \text{terminale})$	-	-	-	-	0.75	***
$\ln(L^i) = \alpha(1 - \exp(-\beta \cdot VI^i)) + (\chi \cdot rPPFD^i + \delta) + \varepsilon$						
$\ln(L^i) = f(VI^i, rPPFD^i)$	-	-	-	-	0.42	***
$\ln(L^i) = (\alpha \cdot D_{C-PA}^i + \beta) + (\chi \cdot rPPFD^i + \delta) + \varepsilon$						
$\ln(L^i) = f(D_{C-PA}^i, rPPFD^i)$	0.42	***	0.29	***	0.33	***

NS : $P > 0.05$; * : $P \leq 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$

Figure V-26. (a) Logarithme de la longueur mesurées des PA de l'année 2003 en fonction du logarithme de la longueur estimée à partir du modèle de régressions et (b) résidus du modèle $\ln(L^{2003}) = f(VI^{2003}, D_{C-PA})$ en fonction de la variable VI^{2003} .

Tableau V-9. Statistiques des régressions linéaires multiples. La variable réponse est le logarithme de la longueur des PA de l'année i ($\ln(L^i)$). Les variables explicatives testées sont : la disponibilité en lumière des PA l'année i ($rPPFD^i$) et du porteur au cours de l'année $i-1$ ($rPPFD^{i-1}$). La nature de la relation topologique entre la PA de l'année i et son porteur (Γ^i) et le nombre de PA portée(s) par le porteur de la PA de l'année i (N_{PA}^{i-1}) a été pris en compte comme facteur dans la procédure GLM utilisée.

	2002		2003	
Effectif	206		365	
	r^2	P	r^2	P
$\ln(L^i) = f(rPPFD^{i-1}, N_{PA}^{i-1}, \Gamma^i)$	0.26	***	0.30	***
$\ln(L^i) = f(rPPFD^i, rPPFD^{i-1}, \Gamma^i)$	0.30	***	0.24	***
$\ln(L^i) = f(rPPFD^i, rPPFD^{i-1}, N_{PA}^{i-1}, \Gamma^i)$	0.33	***	0.34	***

NS : $P > 0.05$; * : $P \leq 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$

Fig. V-27

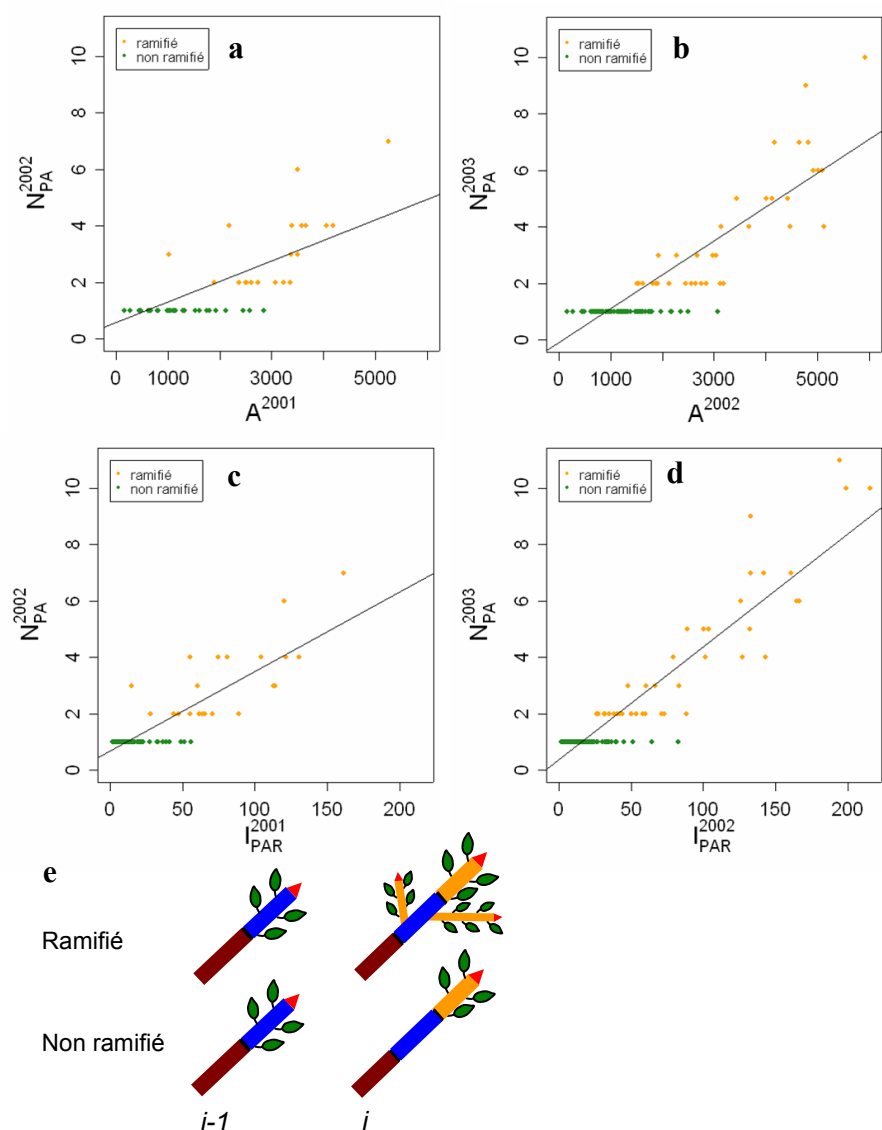


Tableau V-10. Statistiques des régressions linéaires entre la surface foliaire totale d'une PA mère (A^{i-1}) ou le rayonnement total intercepté par une PA mère (I_{PAR}^{i-1}) et le nombre de PA filles (N_{PA}^i).

	i=2002		i=2003		i=2002		i=2003
	<i>n</i>	95	173		<i>n</i>	95	173
$N_{PA}^i = \alpha \cdot A^{i-1} + \beta$				$N_{PA}^i = \alpha \cdot I_{PAR}^{i-1} + \beta$			
α		$7.3 \cdot 10^{-4}$	$1.2 \cdot 10^{-3}$	α		0.03	0.04
β		$5.8 \cdot 10^{-1}$	-7.10^{-3}	β		0.68	0.32
r^2		0.62	0.78	r^2		0.67	0.85
<i>p</i>		***	***	<i>p</i>		***	***

NS : $P > 0.05$; * : $P \leq 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$

Figure V-27. Nombre de PA filles de l'année i en fonction de la surface foliaire de la PA mère de l'année $i-1$ (a : $i=2002$ et b : $i=2003$) et en fonction du rayonnement total intercepté par la PA mère de l'année $i-1$ (c : $i=2002$ et d : $i=2003$). Les paramètres de la droite de régression ont été reportés dans le tableau 10. Le caractère ramifié ou non ramifié des PA mères de l'année i a été distingué sur les figures et illustré en (e).

où α , β , χ et δ sont les coefficients partiels et ε l'erreur.

La combinaison des variables améliore faiblement la part de variabilité expliquée (tableau V-8). En 2003, la combinaison des variables VI et D_{C-PA} explique 66% de la variabilité de la longueur des PA (figure V-26a) alors que la variable VI seule explique déjà 64% de la variabilité (tableau V-7). La distinction des PA en fonction de leur position avec le porteur montre que la variabilité de la longueur des PA est mieux expliquée lorsque les PA sont en position terminales (0.75 vs 0.60). L'association de la variable $rPPFD^i$ à VI ou D_{C-PA} diminue la part de variabilité expliquée par rapport à la combinaison des variables VI et D_{C-PA} . Notons que la part de variabilité expliquée supplémentaire, liée à la combinaison des variables $rPPFD^i$ et D_{C-PA} , est la plus faible en 2002. L'analyse des résidus du modèle $\ln(L^{2003})=f(VI^{2003}, D_{C-PA})$ montre que la variable $rPPFD^i$ ne permet pas d'expliquer les résidus du modèle (figure V-26b).

3.4.1.3 Effet de la disponibilité en lumière de l'année $i-1$

La disponibilité en lumière de la PA mère ($rPPFD^{i-1}$) explique 26 et 30% de la variabilité de la longueur des PA (tableau V-9). La combinaison des variables $rPPFD^{i-1}$ et $rPPFD^i$ avec N_{PA}^{i-1} augmente légèrement la part de variabilité expliquée mais celle-ci reste faible (33 et 34%).

3.4.2 Effets de la surface foliaire et du rayonnement total intercepté sur la production de PA filles

Dans ce paragraphe, nous analysons les relations entre le rayonnement total intercepté par les PA mères (I_{PAR}^{i-1}) ou la surface foliaire totale des PA mères (A^{i-1}) avec (i) le nombre de PA filles produites (N_{PA}^i), (ii) la somme de la surface foliaire portée par les PA filles (ΣA^i), (iii) la somme de la longueur des PA filles (ΣL^i) et (iv) la somme du volume de la structure ligneuse des PA filles (ΣV^i).

Le nombre de PA filles est corrélé à la quantité de lumière intercepté par la PA mère : 67% et 85% de la variabilité du nombre de PA filles peut être expliqué par la quantité de lumière interceptée par la PA mère pour les inter-années 2001/2002 et 2002/2003, respectivement (tableau V-10 et figure V-27). La part de variabilité expliquée avec la variable explicative A^{i-1} est plus faible, 62 et 78% respectivement.

Fig. V-28

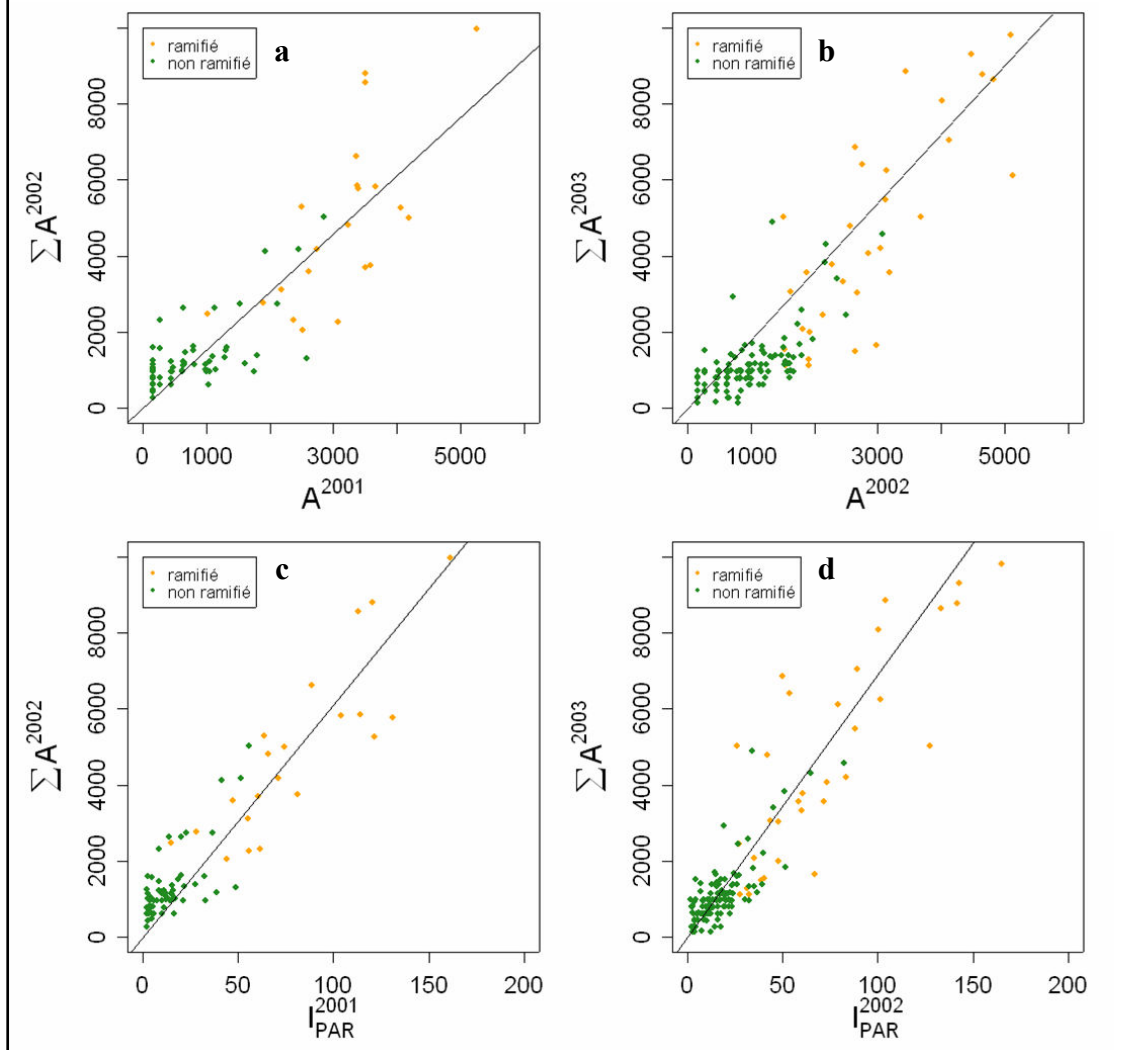


Figure V-28. Somme de la surface foliaire portée par les PA filles de l'année i (ΣA^i en cm^2) en fonction de la surface foliaire de la PA mère de l'année $i-1$ (a : $i=2002$ et b : $i=2003$) et en fonction du rayonnement total intercepté par la PA mère de l'année $i-1$ (c : $i=2002$ et d : $i=2003$). Le caractère ramifié ou non ramifié des PA porteuse (l'année $i+1$) a été distingué sur (a) et (b). Les paramètres des droites de régression ont été reportés dans le tableau V-11.

Fig. V-29

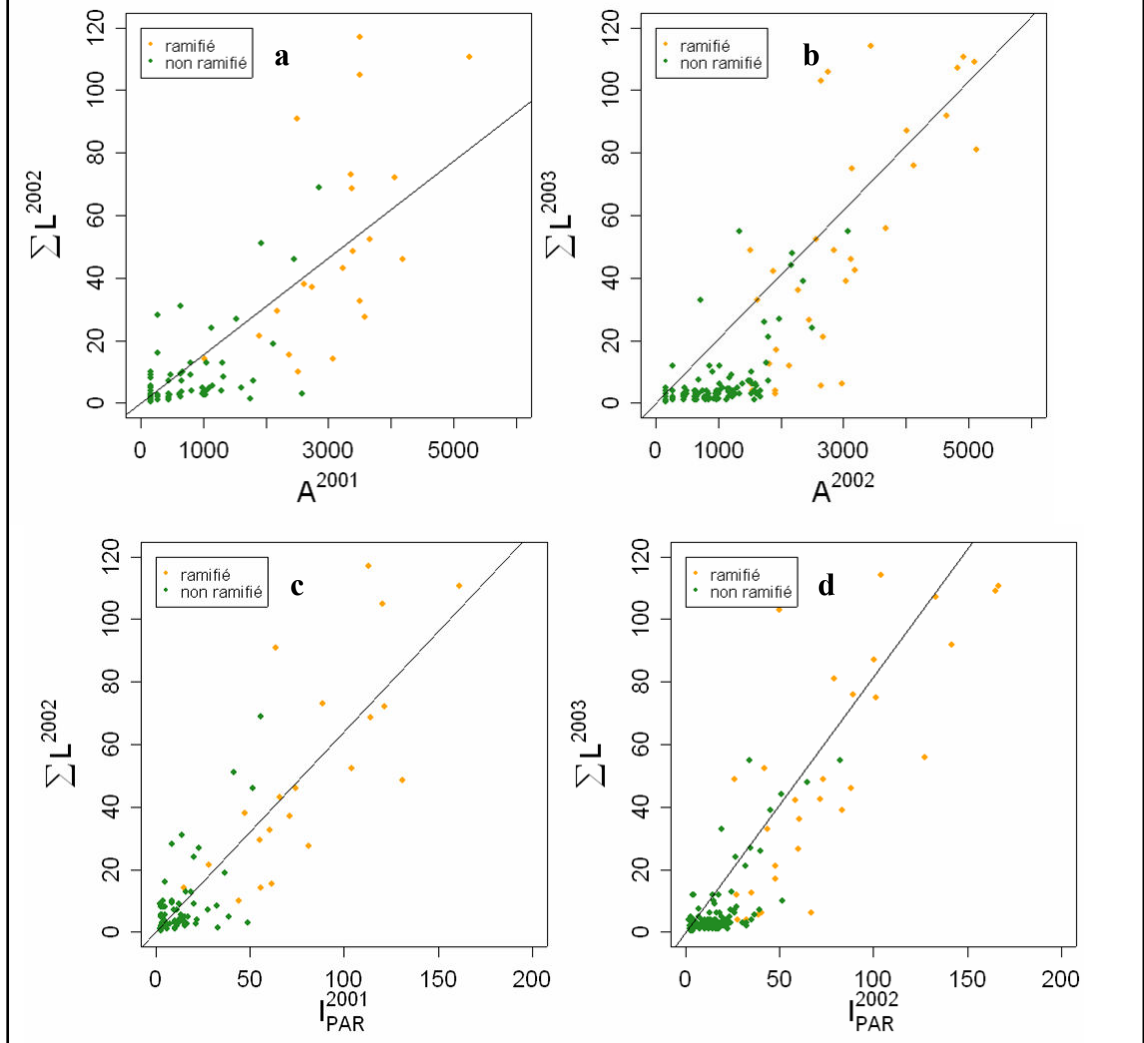


Figure V-29. Somme des longueurs des PA filles de l'année i (ΣL^i en cm²) en fonction de la surface foliaire de la PA mère de l'année $i-1$ (a : $i=2002$ et b : $i=2003$) et en fonction du rayonnement total intercepté par la PA mère de l'année $i-1$ (c : $i=2002$ et d : $i=2003$). Le caractère ramifié ou non ramifié des PA porteuse (l'année $i+1$) a été distingué sur (a) et (b). Les paramètres des droites de régression ont été reportés dans le tableau V-11.

Fig. V-30

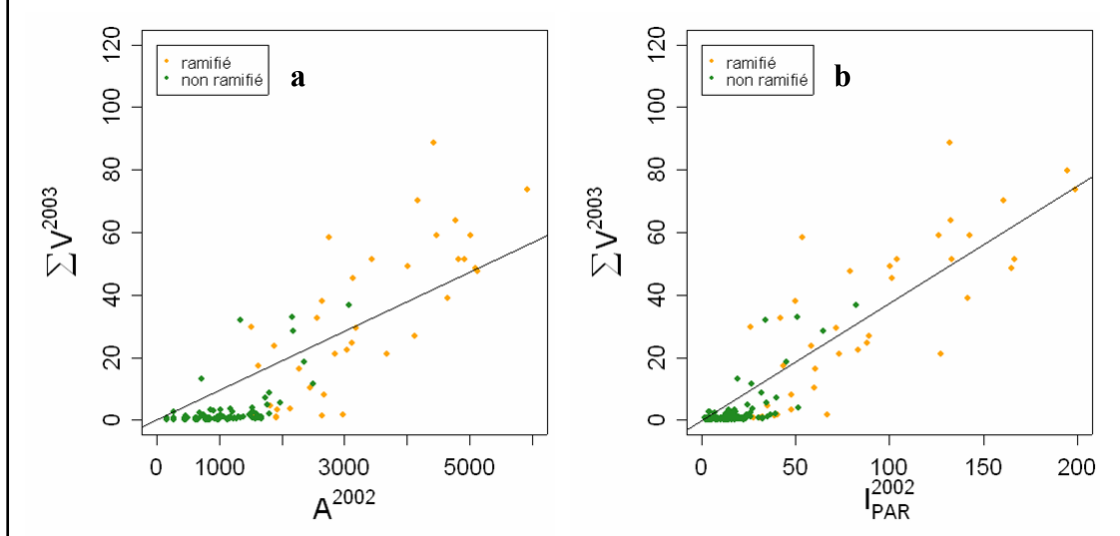


Tableau V-11. Statistiques des régressions linéaires entre la surface foliaire totale d'une PA mère (A^{i-1}) ou le rayonnement total intercepté par une PA mère (I_{PAR}^{i-1}) et la somme de la surface foliaire portée par les PA filles ($\sum A^i$), la somme de la longueur des PA filles ($\sum L^i$) et la somme du volume ligneux des PA filles ($\sum V^i$). Les résultats sont présentés pour les années $i=2002$ et $i=2003$.

		i=2002		i=2003			
		n	90	164			
$\sum A^i = \alpha \cdot A^{i-1}$					$\sum A^i = \alpha \cdot I_{PAR}^{i-1}$		
	α		1.53	1.80		α	61.1
	r^2		0.88	0.88		r^2	0.91
	P		***	***		P	***
$\sum L^i = \alpha \cdot A^{i-1}$					$\sum L^i = \alpha \cdot I_{PAR}^{i-1}$		
	α		0.02	0.02		α	0.64
	r^2		0.75	0.76		r^2	0.83
	P		***	***		P	***
$\sum V^i = \alpha \cdot A^{i-1}$					$\sum V^i = \alpha \cdot I_{PAR}^{i-1}$		
	α	-		0.01		α	-
	r^2	-		0.74		r^2	-
	P	-		***		P	-

NS : $P > 0.05$; * : $P \leq 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$

Figure V-30. Somme du volume de la structure ligneuse des PA filles de l'année 2003 ($\sum V^i$ en cm^3) en fonction de la surface foliaire de la PA mère de l'année 2002 et en fonction du rayonnement total intercepté par la PA mère de l'année 2002. Les paramètres des droites de régression ont été reportés dans le tableau V-11.

Par ailleurs, la variabilité de ΣA^i est bien expliquée par I_{PAR}^{i-1} (figure V-28, tableau V-11 : $r^2=0.91$ pour $i=2002$ et $r^2=0.94$ pour $i=2003$). La variable A^{i-1} explique plus faiblement la variabilité de ΣA^i que I_{PAR}^{i-1} : $r^2=0.88$ pour $i=2002$ et $r^2=0.88$ pour $i=2003$.

Une tendance équivalente est observée pour les variables « somme de la longueur des PA filles » (ΣL^i , figure V-29) et « somme du volume de la structure ligneuse » (ΣV^i , figure V-30). Notons également que la variabilité observée de ΣV^i des PA non ramifiées est particulièrement faible.

Interprétation des résultats

La forme de l'ajustement exponentiel utilisé sur la variable VI suggère qu'au-delà d'une valeur seuil de 0.4 environ, VI ne permet plus d'expliquer la variabilité de la longueur des PA. Cependant, étant donné que 3% seulement des PA ont un VI supérieur à 0.4, il serait maladroit de donner une interprétation biologique de ce seuil.

Par ailleurs, nous avons choisi un modèle additif entre VI et D_{C-PA} car ce type de modèle est plus facile à interpréter qu'un modèle multiplicatif. En effet, dans la mesure où la variable explicative a été transformée par une fonction logarithmique, le poids affecté à chacune des deux variables d'un modèle multiplicatif serait difficile à interpréter d'un point de vue biologique.

Parmi les variables $rPPFD^i$, $rPPFD^{i-1}$, VI et D_{C-PA} , c'est l'association de VI et D_{C-PA} qui explique le mieux la variabilité de la longueur des PA. D'un point de vue statistique, les résultats montrent que l'information de la variable $rPPFD$ est contenue dans la combinaison des variables VI et D_{C-PA} . Cependant, il est difficile d'interpréter ces résultats en terme biologique car ces variables sont partiellement corrélées (annexe 6).

Du point de vue de l'allocation du carbone, tester la disponibilité en lumière au cours de l'année précédent la croissance revient à tester si les réserves locales sont potentiellement impliquées dans le processus de croissance. Nos résultats montrent que considérer la disponibilité en lumière de la PA mère ainsi que le nombre de PA filles permet de mieux expliquer la variabilité de la longueur des PA que la disponibilité en lumière des PA filles. Ce résultat va donc dans le sens d'une utilisation des réserves locales. Cependant, la part de variabilité supplémentaire expliquée par la combinaison de ces deux variables est faible : +6% en 2002 et +9% en 2003.

Le rayonnement total intercepté (I_{PAR}) par une PA mère ramifiée permet de prévoir de façon satisfaisante (i) le nombre de PA filles portées par la PA mère ($r^2=0.67$ et $r^2=0.85$) et (ii) la

Fig. V-31

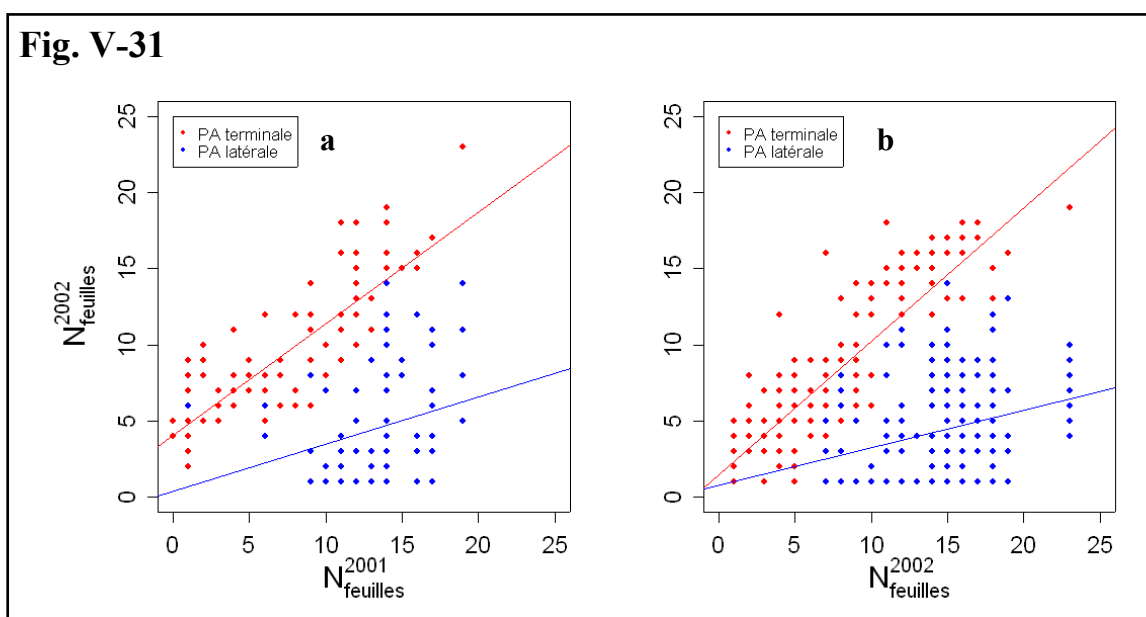


Tableau V-12. Statistiques des régressions linéaires entre le nombre de feuilles portées par les PA de l'année i (N_{feuilles}^i) avec le nombre de feuilles de la PA mère ($N_{\text{feuilles}}^{i-1}$), et entre le logarithme de la longueur des PA de l'année i ($\ln(L_s^i)$) avec le logarithme de la longueur de la PA mère ($\ln(L_s^{i-1})$). La nature de la relation PA mère - PA fille a été distinguée.

		i=2002		i=2003	
		terminale	latérale	terminale	latérale
$N_{\text{feuilles}}^i = \alpha \cdot N_{\text{feuilles}}^{i-1} + \beta$					
	n	116	86	184	173
	α	0.73	0.31	0.87	0.25
	β	4.07	0.42	1.51	0.78
	r^2	0.75	0.07	0.74	0.08
	P	***	**	***	***
$\ln(L_s^i) = \alpha \cdot \ln(L_s^{i-1}) + \beta$					
	α	0.48	-	0.71	-
	β	1.29	-	0.41	-
	r^2	0.42	-	0.56	-
	P	***	NS	***	NS

NS : $P > 0.05$; * : $P \leq 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$

Figure V-31. Nombre de feuilles portées par PA de l'année i en fonction du nombre de feuilles portées par la PA mère de l'année $i-1$ pour $i=2002$ (a) et $i=2003$ (b). La relation topologique entre PA fille et PA mère est précisée (terminale ou latérale). Les paramètres des droites de régression sont dans le tableau V-12.

somme de la surface foliaire, des longueurs et du volume de la structure ligneuse des PA filles.

Comme nous l'avons indiqué précédemment, une difficulté majeure dans l'interprétation des résultats est liée à la corrélation partielle entre variables explicatives. Dans les figures V-27 à 30, nous avons utilisé les deux variables explicatives I_{PAR}^{i-1} et A^{i-1} afin de distinguer l'effet éclaircissement de l'effet vigueur du porteur. En effet, dans la mesure où $I_{PAR}^{i-1} = A^{i-1} \times rPPFD^{i-1}$, on peut interpréter le gain de variabilité expliqué (Δr^2) entre les deux modèles de régression (i.e. $Y=f(A^{i-1})$ vs $Y=f(I_{PAR}^{i-1})$) comme la part de variabilité expliquée réellement par l'effet de l'éclaircissement. Ceci nous permet donc de décorréliser l'effet « éclaircissement » de l'effet « vigueur du porteur » estimé à travers la surface foliaire portée par une pousse.

Les valeurs de Δr^2 sont comprises entre 3% et 10%. Les valeurs les plus faibles sont observées pour la variable ΣA^i et les plus élevées pour les variables ΣL^{2003} et ΣV^{2003} . Ces éléments montrent que l'éclaircissement a un effet faible mais réel sur les quatre variables analysées. Par ailleurs, ils suggèrent également de liens forts ($0.62 \leq r^2 \leq 0.88$) entre vigueur du porteur (A^{i-1}) et les quatre variables analysées.

3.5 Prédiction de la longueur et du nombre de feuilles portées par PA

3.5.1 Corrélation du nombre de feuilles et de la longueur de PA au sein d'un même axe

Afin d'analyser les effets inter-annuels, le nombre de feuilles et la longueur des PA ont été respectivement mis en relation avec le nombre de feuilles et la longueur des PA porteuses. La nature de la relation topologique entre PA filles et mère (terminale ou latérale) a été distinguée dans l'analyse des données. Le tableau V-12 précise les statistiques des régressions linéaires entre ces variables.

Le nombre de feuilles portées par les PA situées en position terminale est corrélé avec le nombre de feuilles de la PA porteuse, pour les deux inter-années étudiées : $i=2002$, $r^2=0.75$, $P<0.001$ et $i=2003$, $r^2=0.74$, $P<0.001$ (figure V-31 et tableau V-12). En revanche, la variabilité du nombre de feuilles des PA en position latérales est moins bien expliquée : $i=2002$, $r^2=0.07$, $P<0.01$ et $i=2003$, $r^2=0.08$, $P<0.001$.

Afin de mieux comprendre l'origine de cette dispersion des valeurs, les résidus ε des modèles linéaires appliqués aux PA latérales ont été analysés en fonction du rang relatif d'insertion (R^j) de la PA sur la PA mère et en fonction de la direction de croissance des PA (γ^j) (figure V-

Fig. V-32

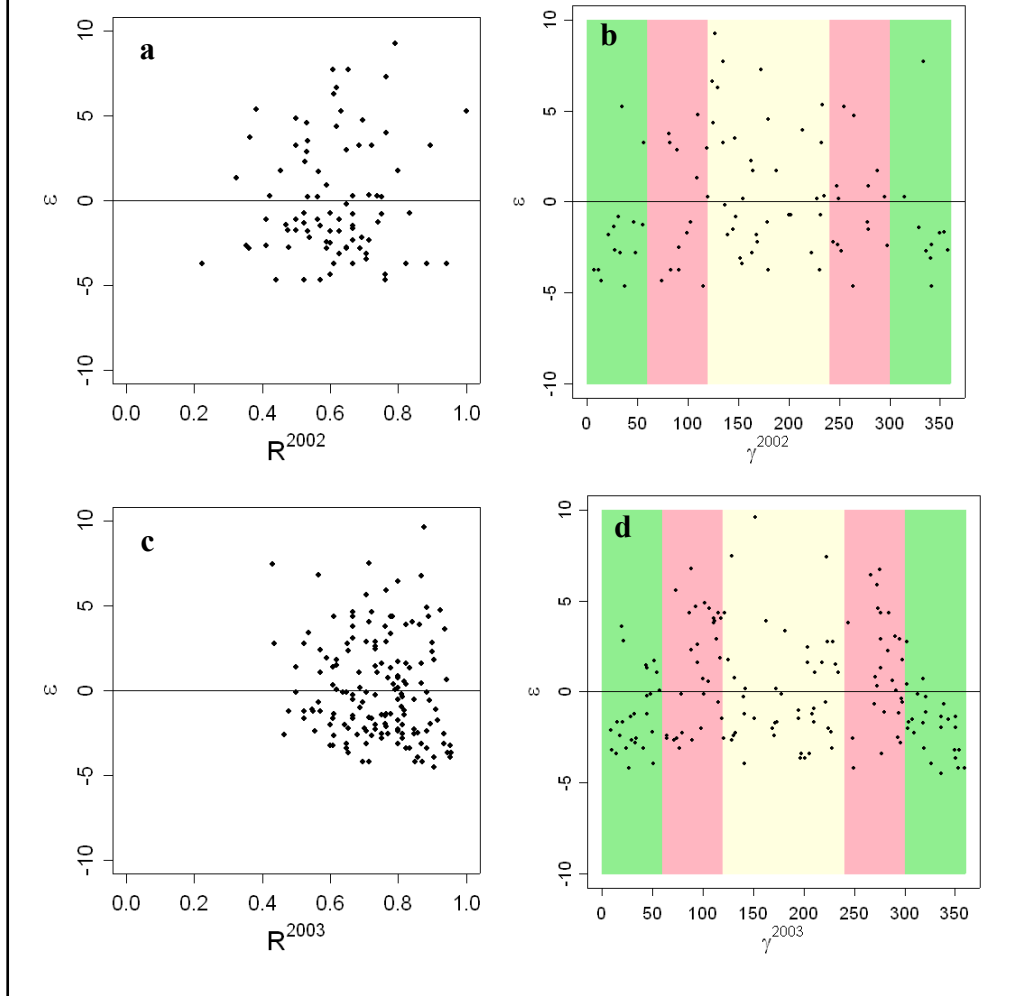


Figure V-32. Distribution des résidus ε du modèle $N_{\text{feuilles}}^i = f(N_{\text{feuilles}}^{i-1})$ appliquées aux PA en position latérales. Les résidus sont représentés en fonction du rang relatif de la PA sur le porteur (R^i) et en fonction de leur direction de croissance par rapport au porteur (γ^i) pour les années 2002 (a et b) et 2003 (c et d). Les couleurs vert, rose et jaune correspondent à des directions de croissance dite épitone ($\gamma < 60^\circ$ ou $\gamma \geq 300^\circ$), amphitone ($60^\circ \leq \gamma < 120^\circ$ ou $240^\circ \leq \gamma < 300^\circ$) ou hypotone ($120^\circ \leq \gamma < 240^\circ$).

32). Aucune tendance ne se dégage de l'analyse de ε en fonction de R^i (figure V-32a et c). En revanche, la dispersion de ε en fonction γ^i n'est pas linéaire : ε est faible pour des directions de croissance épitone et est maximum pour des directions de croissance hypotone (figure V-32b et d). Ce résultat suggère que la direction de croissance des PA permet d'améliorer la prédiction du nombre de feuilles.

Nous avons donc testé l'intérêt de combiner les variables $N_{\text{feuilles}}^{i-1}$ et γ^i avec un modèle de la forme :

$$N_{\text{feuilles}}^i = (\alpha \cdot N_{\text{feuilles}}^{i-1} + \beta) \times (\chi + (\gamma^i + \delta)^2) + \varepsilon$$

où α , β , χ et δ sont des constantes et ε est l'erreur. Les ajustements entre valeurs mesurées et valeurs estimées sont significatifs. Ce modèle améliore faiblement la part de variabilité expliquée par rapport au modèle à une seule variable : pour $i=2002$, $r^2=0.20$ (vs $r^2=0.07$ avec la variable $N_{\text{feuilles}}^{i-1}$ seulement) et pour $i=2003$, $r^2=0.11$ (vs $r^2=0.08$).

Dans un deuxième temps, nous avons analysé la longueur des PA. Après une transformation logarithmique des données, la longueur des PA situées en position terminale est corrélée linéairement avec la longueur de la PA porteuse, pour les deux inter-années étudiées : $i=2001$, $r^2=0.42$, $P<0.001$ et $i=2002$, $r^2=0.56$, $P<0.001$ (figure V-33 et tableau V-12). La longueur des PA situées en position latérale est en revanche indépendante de celle de leur porteur.

3.5.2 Corrélation entre le nombre de feuilles et la longueur des PA en fonction de l'indice de vigueur du porteur

Nous avons testé si l'indice de vigueur permet de prédire la croissance en longueur ou en nombre de feuilles des PA de l'année 2003. Ces deux variables ont donc été analysées en fonction de l'indice de vigueur du porteur (VI^{2002}) estimé en 2003 (car nous ne disposons pas des diamètres mesurés en 2002) (figure V-34).

La longueur et le nombre de feuilles des PA terminales de l'année 2003 sont reliés à l'indice de vigueur du porteur avec une relation de type exponentiel, du même type que celle utilisée pour décrire ces deux variables en fonction de VI^{2003} . En revanche, aucune tendance ne se dégage des nuages de points correspondant aux PA situées en position latérale.

Fig. V-33

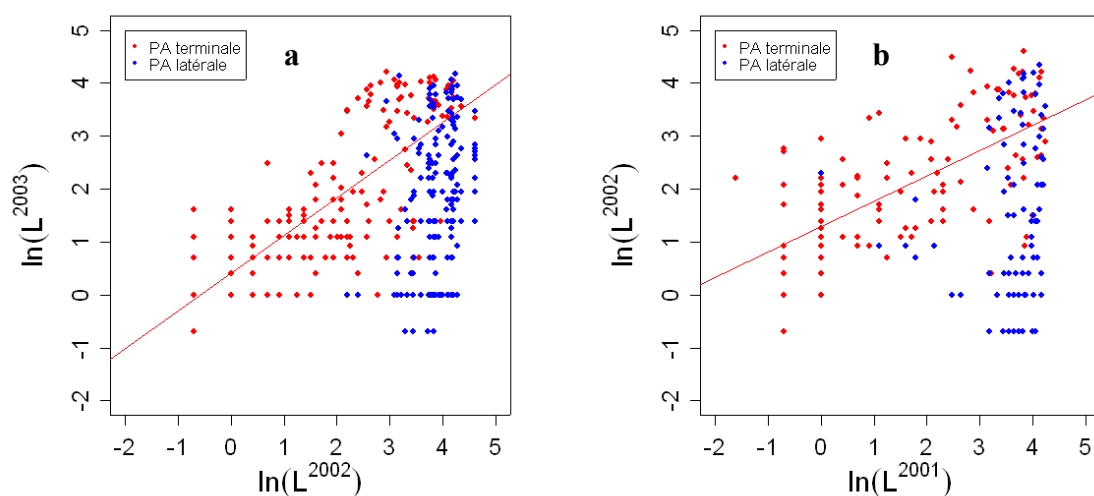


Fig. V-34

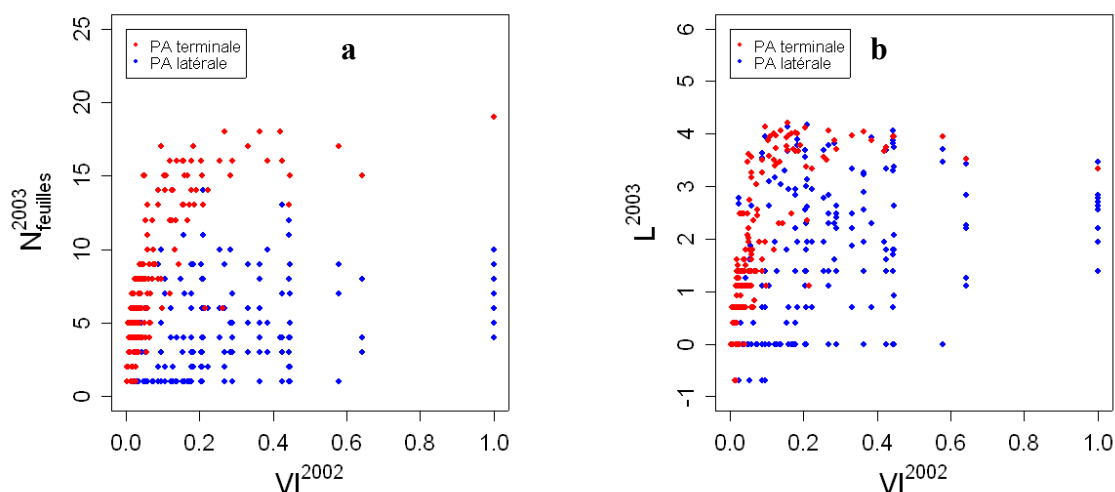


Figure V-33. Logarithme de la longueur des PA de l'année i en fonction du logarithme de la longueur de la PA mère de l'année $i-1$ pour les années $i=2002$ (a) et $i=2003$ (b). La relation topologique entre PA fille et PA mère est précisée (terminale ou latérale). Les paramètres des droites de régression sont dans le tableau 12.

Figure V-34. Nombre de feuilles (a) et logarithme de la longueur des PA (b) de l'année 2003 en fonction de l'indice de vigueur de la PA mère de l'année 2002.

3.5.3 Interprétation des résultats

Nos résultats montrent que les corrélations testées entre nombre de feuilles ou longueur des PA au sein d'un même axe sont significatives. La part de variabilité expliquée est bien supérieure lorsque la PA fille est en position terminale plutôt que latérale. On peut émettre l'hypothèse que des phénomènes de dominance apicale sont en jeu.

D'une façon plus générale, nos résultats mettent en évidence le déterminisme des caractères de croissance. En effet, le nombre de feuilles et la longueur des PA font appel aux deux notions définies dans le terme de croissance par Champagnat *et al.* (1986), i.e. l'organogénèse et l'allongement. La croissance « en longueur » correspond à l'allongement alors que la croissance « en nombre de feuilles » est déterminée par l'organogénèse dont l'intensité est modulée par des caractères de la PA mère. Dans le cas des PA filles en position terminale, la taille du méristème de la PA fille dépend directement de la PA mère. En revanche, dans le cas des PA filles en position latérale, la taille du méristème n'est pas reliée à celle de la PA mère.

Ces connaissances permettent de mieux comprendre pourquoi le nombre de feuilles d'une PA fille en position terminale est très bien corrélé avec celui de la PA mère, ce qui n'est pas le cas des PA filles en position latérale. Par ailleurs, la difficulté à prédire la longueur des PA semble provenir du fait que la croissance « en longueur » est davantage modulée par des facteurs extérieurs (tels que des facteurs climatiques) que la croissance « en nombre de feuilles ».

L'indice de vigueur du porteur permet d'expliquer la longueur et le nombre de feuilles des PA de l'année 2003 situées en position terminale, mais pas des PA situées en position latérale. Autrement dit, l'indice de vigueur du porteur ne permet pas de prédire la croissance en longueur ou en nombre de feuilles des PA en position latérale.

4 Discussion générale

Le climat et les phénomènes de compétition sont considérés comme des facteurs principaux de la croissance des arbres car ils affectent tous les deux la quantité et la disponibilité des ressources (apport en eau et éléments minéraux, température, etc.) (Grace et Tilman 1990). L'effet du climat sur la croissance des arbres peut être abordé à différentes échelles :

- à l'échelle du peuplement, en analysant la sensibilité du bilan carboné aux facteurs climatiques (par exemple Arneth *et al.* 1999),

- à l'échelle de l'individu, en analysant la sensibilité de variables telles que la croissance en hauteur et en diamètre (par exemple Piutti et Cescatti 1997),
- à l'échelle intra-couronne, en analysant la réponse des pousses aux conditions climatiques locales (par exemple Goulet *et al.* 2000 ; Umeki et Seino 2003 ; Wei *et al.* 2004 ; Grassi et Giannini 2005).

Les différents travaux menés récemment montrent que la plasticité phénotypique s'exprime chez les plantes à l'échelle intra-individuelle, aux niveaux des modules qui les constituent (de Kroon *et al.* 2005). Ces auteurs développent en effet l'idée que la plasticité phénotypique ne s'exprime pas au niveau de la plante entière mais traduit la réponse individuelle des méristèmes, feuilles, pousses et racines soumises aux conditions environnementales locales. Dans ce schéma conceptuel, la réponse d'une plante à son environnement est égale la somme de l'ensemble des réponses des modules soumis à leur environnement, plus l'ensemble des effets d'interaction liés à l'intégration des modules. Notre travail s'inscrit dans cette logique puisque nous analysons une composante de la plasticité phénotypique, i.e. la réponse morphologique, à l'échelle des modules constituant la plante.

4.1 Influence des effets inter-annuels sur la séquence de développement des pousses annuelles

Nos résultats montrent que le rayonnement total intercepté par une PA permet de prédire le nombre de PA filles produites, ainsi que la surface foliaire, la longueur et le volume de l'ensemble des PA filles. Lorsque l'on regarde plus en détails ces relations, on se rend compte que la qualité des régressions est meilleure en 2003 (année de faible croissance) qu'en 2002 (année de forte croissance). Par ailleurs, nous avons montré que la longueur individuelle des PA filles (année i) augmente avec la disponibilité en lumière au niveau de ces PA et au niveau de leur porteur (de l'année $i-1$), mais la part de variabilité expliquée est insuffisante (inférieure à 36%) pour prédire leur longueur.

Nous proposons donc l'hypothèse qu'un stress hydrique et/ou thermique (i) affecte la croissance en longueur des PA de l'année et (ii) que la probabilité de mise en place de pièces néoformées suite au stress est corrélée positivement aux conditions de croissance. Cette hypothèse expliquerait ainsi les différences observées entre :

- l'année 2002, caractérisée par des conditions hydriques et thermiques durant la période de croissance plus favorables qu'en 2003 ;
- et l'année 2003, caractérisée par un stress hydrique et/ou thermique durant la période de croissance entraînant un faible allongement des entre-nœuds des parties préformées (bien visible sur le tronc). La fin du stress pourrait s'accompagner d'une

poursuite de la croissance par néoformation dont l'intensité serait fonction des conditions de croissance. Nous sommes cependant conscient que l'analyse des effets du climat sur la croissance reste qualitative et que celle-ci doit être complétée afin de confirmer ou infirmer notre hypothèse.

Cette hypothèse serait en accord avec les résultats de Dreyer (1984) qui montre expérimentalement que la sécheresse a un effet inducteur réel sur la mise en place de pièces néoformées. Deux observations (entre autres) permettent à l'auteur d'argumenter sa conclusion : (i) la phase de néoformation sur arbres préalablement soumis à la sécheresse se termine bien avant celle des arbres soumis à une sécheresse lors du mois de juin et (ii) la longueur des pousses entièrement préformées est réduite. Damascos *et al.* (2005) ont également montré récemment que le taux de néoformation des organes aériens de *Leandra lacunosa* et *Miconia albicans*, espèces ligneuses à feuillage persistant des savanes brésiliennes, dépend des précipitations. Notons que les basses températures et/ou la perte du bourgeon apical augmente également la probabilité de mise en place de pièces néoformées chez *Fraxinus pennsylvanica* (Davidson et Remphrey 1994), mais ce mécanisme ne semble pas impliqué dans notre cas.

Par ailleurs, nos résultats montrent que le nombre de feuilles mises en place chez les PA en position terminale (i.e. des PA vigoureuses) est bien expliqué par la disponibilité en lumière lors de leur croissance ($r^2=0.47$, $P<0.001$, figure V-21e). Ceci nous permet de préciser notre hypothèse initiale : le nombre de pièces néoformées mises en place suite au stress est partiellement expliquée par la disponibilité en lumière au niveau de la PA en croissance.

L'influence de la variabilité climatique inter-annuelle sur la croissance des pousses a été analysée chez plusieurs espèces d'arbres, le plus souvent chez des espèces à feuillage persistant tel que le Pin : *Pinus nigra* (Isik 1990), *Pinus radiata* (Cremer 1992) et *Pinus pinea* (Mutke *et al.* 2005). Cependant, la régulation de la croissance des pousses est bien plus forte chez les conifères que chez les espèces à feuilles caduques si bien qu'il est difficile de comparer la réponse à la lumière de la croissance de ces deux types d'espèces. Kimura *et al.* (1998) ont montré que chez *Fagus japonica*, espèce à croissance rythmique, le nombre de feuilles, la surface foliaire totale et la longueur des PA de l'année i sont en grande partie déterminés par la disponibilité en lumière de l'année $i-1$, mais que la disponibilité en lumière de l'année i contribue également à expliquer la croissance des pousses les plus vigoureuses. (Kozlowski et Clausen 1966) ont également montré chez deux espèces à croissance rythmique du genre *Betula* que l'ombrage des feuilles préformées (« early leaves ») inhibe la croissance des pousses et supprime la formation de feuilles néoformées (« later leaves »).

Finalement, à partir des connaissances existantes sur les phases de croissance du Noyer hybride, nous proposons la séquence de développement suivante : au cours de l'année i , la mise en place des ébauches foliaires est modulée par (i) la croissance secondaire des pousses (au niveau des pousses courtes) et (ii) par le cumul des précipitations durant cette période (au niveau de la PA du tronc). L'année $i+1$, l'allongement des pousses est corrélée au nombre d'ébauches foliaires. La disponibilité en lumière permet d'expliquer 47% de la variabilité du nombre de feuilles au niveau des PA terminales, i.e. des PA vigoureuses potentiellement néoformées en partie. Le nombre de feuilles mises en place une année serait donc corrélé aux conditions de croissance de l'année précédente et de l'année en cours.

4.2 Pertinence des variables VI , D_{C-PA} et $rPPFD$ pour évaluer la croissance des pousses annuelles

4.2.1 Croissance des pousses courtes

L'analyse de la croissance du Noyer étudié montre tout d'abord que le nombre de feuilles est affecté par la disponibilité en lumière, mais uniquement pour les pousses situées en position terminale. Celles situées en position latérale se distinguent par une plus faible variabilité du nombre de feuilles portées et leur nombre est très faiblement expliqué par la lumière disponible l'année de croissance. De plus, nous avons montré que (i) les pousses portant peu de feuilles (classes 1 et 2) sont localisées préférentiellement au centre de la couronne où la disponibilité en lumière est faible (figure V-20) et que (ii) certaines pousses portant peu de feuilles reçoivent de forts éclaircissements (figure V-19f, tableau V-5). Enfin, l'analyse du jeu de données souligne que les pousses des classes 1, 2 et 3 se distinguent par des indices de vigueur moyens significativement différents (figure V-18a) et que la combinaison des indices VI et D_{C-PA} explique une grande part (66%) de la variabilité de la longueur des pousses. Ces trois éléments suggèrent fortement que la croissance de pousses courtes n'est pas expliquée par la disponibilité en lumière, mais plutôt par la position des pousses annuelles dans la couronne et par rapport à leur porteur. Ces résultats rejoignent les conclusions de Goulet *et al.* (2000) sur *Betula alleghaniensis* qui présente également deux morphologies de pousses annuelles bien marquées.

4.2.2 Rôle de l'architecture hydraulique

Afin de tester si la croissance des pousses annuelles dépend de l'accès aux ressources, nous avons pris indirectement en compte la résistance au transport de l'eau et des éléments

minéraux grâce aux variables VI et D_{C-PA} . En effet, la résistance au transport de l'eau et des éléments minéraux est fonction de la longueur (égale à D_{C-PA}) et de la section (exprimée par VI) des tissus de transport (Rastetter *et al.* 1991). Nos résultats montrent que la combinaison des indices VI et D_{C-PA} explique une grande part (66%) de la variabilité de la longueur des pousses, ce qui suggère que la croissance en longueur des pousses est fortement liée à la résistance au transport de l'eau et éléments minéraux. Ces résultats rejoignent les conclusions de Cochard *et al.* (2005) qui montrent que les pousses annuelles possédant un grand nombre de feuilles sont associées à une forte conductance hydraulique du xylème et suggèrent ainsi que la croissance primaire chez *Fagus sylvatica* est corrélée à la croissance secondaire et donc à son architecture hydraulique.

4.2.3 Intégration d'une composante fonctionnelle dans la simulation de la croissance des pousses

La diversité des approches utilisées dans la formalisation des processus d'allocation du carbone rend compte de la difficulté à formaliser ce phénomène. Les propriétés des différentes approches existantes ont été discutées à plusieurs reprises (Marcelis 1993 ; Cannell et Dewar 1994 ; Lacointe 2000). Rappelons que quatre approches principales peuvent être distingués (cité par Lacointe *et al.* 2002) :

- une approche empirique où les coefficients d'allocation sont mesurés expérimentalement (par exemple Rauscher *et al.* 1990) ;
- une approche basée sur des règles de croissance architecturales et allométriques (par exemple Perttunen *et al.* 1996) ;
- une approche basée sur des règles d'allocation qui dépendent de la demande relative en carbone (appelé force de puits). Cette dernière peut-être soit dépendante du nombre de puits, soit dépendante d'un ordre de priorité (par exemple Grossman et Dejong 1994) ;
- une approche basée sur le transport de solutés le long d'un gradient de concentration entre sources et puits (fondée sur le modèle de Münch).

Une contrainte forte des modèles d'allocation du carbone est qu'ils doivent rendre compte de la distance entre source et puits. En effet, parmi les différents puits ayant des caractéristiques équivalentes au sein d'un arbre, il est admis que la quantité d'assimilats importés par un puits depuis une source donnée est inversement reliée à la distance source-puits (Tyree 1988 ; Dickson 1989 ; Lacointe 2000). Lacointe *et al.* (2002) ont testé l'intérêt d'introduire explicitement l'effet de la distance source-puits sur la qualité de prédiction de l'allocation du carbone. Le modèle qu'ils proposent a été évalué sur la matrice d'allocation empirique du modèle ECOPHYS grâce à un jeune plant de peuplier non ramifié.

Bien que leur modèle ne soit pas mécaniste, les auteurs ont cherché à utiliser un formalisme qui permet de relier les paramètres de leur modèle aux propriétés du réseau hydraulique constitué par le jeune plant. Aussi, ils ont évalué la possibilité d'attribuer des paramètres spécifiques aux segments de pousses (ou plus exactement aux cinq types de puits distingués) en fonction de leur nature, de leur âge ou de leur morphologie, tout en cherchant à garder un modèle le plus parcimonieux possible. Ceci les a conduit à remplacer la variable représentant la distance métrique (noté d_{ij} dans leur modèle) par la variable pondérée w_{ij} tel que :

$$w_{ij} = \sum_k \rho_k l_{ijk}$$

où ρ_k est le paramètre spécifique de la longueur l_{ijn} du segment de pousse n sur le trajet depuis la source i jusqu'au puits j ($\sum_n l_{ijn} = d_{ij}$) et k est l'ensemble des segments de pousses entre la source i et le puits j .

Leurs résultats montrent que :

- le modèle d'allocation basé sur d_{ij} améliore la prédiction des forces de puits par rapport au modèle qui ne considère pas la distance source-puits (i.e. $d_{ij} = \text{constante}$),
- le modèle d'allocation basé sur d_{ij} diminue par six le nombre de paramètres d'allocations par rapport à la formalisation employée dans le modèle ECOPHYS,
- le modèle d'allocation basé sur w_{ij} améliore les ajustements et la prédiction des forces de puits par rapport au modèle d'allocation basée sur d_{ij} .

En perspective des résultats obtenus, les auteurs proposent une généralisation de la notion de distance source-puits. En effet, les valeurs de ρ_j peuvent être paramétrées en fonction (i) d'un critère local (type d'axe considéré) et (ii) d'un critère global (l'architecture de la plante).

Les résultats que nous avons obtenus peuvent être utilisés comme un premier jeu de résultats en vue d'intégrer une composante fonctionnelle dans la simulation de la croissance des pousses du Noyer. En effet, nos résultats montrent que la combinaison linéaire de la distance métrique (D_{C-PA}) avec l'indice de vigueur (VI) permet d'expliquer 66% de la variabilité de la longueur de pousses annuelles. Or l'indice de vigueur d'une pousse annuelle donnée est construit à partir de la section des ancêtres topologiques de la pousse annuelle et de l'ordre de ramification de la pousse annuelle. Grâce au jeu de données dont on dispose, il serait particulièrement intéressant de tester dans quelle mesure la notion de distance généralisée (w_{ij}) peut inclure des variables topologiques et/ou géométriques (André Lacointe, INRA, com. pers.). En d'autre terme, nous souhaitons tester si ρ_j peut-être associé à des variables telles

que l'âge physiologique, l'ordre de ramification ou la section des pousses annuelles par exemple. Le jeu de données acquis en condition naturelle est bien adapté car nous disposons d'informations détaillées à l'échelle des pousses situées dans une couronne ramifiée.

4.3 Méthodologie employée

4.3.1 Reconstruction 3D de plantes à partir de mesures *in situ*

A partir de la mesure et du codage de la topologie et de la géométrie d'une plante, les outils disponibles aujourd'hui permettent de générer une plante virtuelle tridimensionnelle. Celle-ci peut être alors utilisée comme support pour calculer des variables difficiles à mesurer *in situ*, telles que le rayonnement intercepté par organe. Il devient ainsi possible d'utiliser cette méthodologie pour analyser conjointement des variables géométriques, topologiques et écophysiologiques à l'échelle de la PA sur une structure ramifiée complexe. Le jeu de données acquis dans cette étude peut être comparé à une base de données : chaque PA est identifiée par un numéro (dans notre cas, il s'agit du numéro de vertex) et est renseignée par un ensemble de variables (mesurées ou calculées). La description et le codage de la topologie décrit les liens entre les PA, ce qui permet d'analyser (i.e. de réaliser des requêtes) entre ces variables. Une originalité de ce travail est d'utiliser la combinaison de variables géométriques et topologiques (dont certaines sont construites sur la base d'hypothèses fonctionnelles, i.e. VI et D_{C-PA}) avec une variable écophysiologique ($rPPFD$, I_{PAR}) pour analyser la longueur des PA et le nombre de feuilles portées.

4.3.1.1 Quantification de la lumière disponible

Dans la littérature traitant de problématique similaire, les auteurs utilisent le plus souvent une méthodologie basée sur des mesures *in situ* uniquement (Goulet *et al.* 2000 ; Suzuki 2002 ; Umeki et Seino 2003). Dans ces trois études par exemple, l'estimation de la disponibilité en lumière au niveau des PA a été réalisée en utilisant des photographies hémisphériques ou des capteurs à main (de type LI-189, LI-COR). Cette méthode est plus facile et plus rapide à mettre en œuvre que l'utilisation d'un modèle radiatif sur une plante virtuelle. Cependant, elle ne tient compte ni de la géométrie du feuillage, ni des phénomènes de rediffusion que nous avons pris en compte dans cette étude. De plus, le positionnement de l'appareil photographique est souvent problématique et source d'incertitude dans un couvert dense. Notons que de la disponibilité en lumière calculée pour les PA de l'année 2003 est comprise

entre 13 et 68%. Cette forte variabilité témoigne de l'hétérogénéité des conditions radiatives entre PA dans une couronne ayant atteint son degré de ramification maximum (i.e. égal à 6).

A titre de comparaison, la disponibilité en lumière calculée par Goulet *et al.* (2000) sur de jeunes individus de *Betula alleghaniensis* et *Acer saccharum* est comprise entre 1 et 30%. Umeki et Seino (2003) obtiennent des valeurs comprises entre 1 et 90% sur des branches du premier ordre de jeunes *Betula platyphylla*. Il serait intéressant de ce point de vue de comparer la disponibilité en lumière évaluée au moyen de PH (simulées dans la couronne virtuelle) avec la disponibilité en lumière telle que nous l'avons calculée dans cette étude.

4.3.1.2 Appariement des PA

La possibilité de tester des effets inter-annuels sur une plante mesurée offre des perspectives intéressantes d'un point de vue écophysiologique. En effet, peu de travaux ont quantifié sur des espèces pérennes adultes l'effet du rayonnement intercepté une année sur la production de PA filles l'année suivante, par exemple. Pourtant, la modélisation de la croissance d'espèces ligneuses pérennes en interaction avec leur environnement dépend étroitement de la possibilité de relier des variables calculées entre deux saisons de croissance consécutives.

Une des originalités de ce travail a été (i) de décrire un individu de Noyer au cours de trois années consécutives et (ii) d'apparier les structures ligneuses entre elles afin de pouvoir associer une PA donnée décrite l'année $i-1$ et l'année i . Comme nous l'avons mentionné, la procédure d'appariement a été réalisée manuellement. L'utilisation d'algorithmes de comparaison de structures ramifiées permet d'envisager d'automatiser la procédure d'appariement des PA. Il est en effet possible de quantifier la distance entre deux plantes comme le coût de la transformation de l'une en l'autre, à l'aide d'opérations élémentaires d'édition (Ferraro et Godin 2000). Le principe de cette méthode pourrait être utilisé pour automatiser la procédure d'appariement des PA (Pascal Ferraro, LABRI Bordeaux, com. pers.). Le jeu de données dont on dispose pourrait être utilisé à cet effet.

4.3.2 Analyses des données

4.3.2.1 Analyse des effets climatiques

Les données collectées dans ce travail ont permis d'analyser la variabilité de la croissance des PA au cours de trois années. La seule variable climatique réellement prise en compte dans l'analyse des résultats est le climat radiatif local au niveau des PA. La variabilité climatique

inter-annuelle a été évaluée à l'échelle de la parcelle grâce au cumul des précipitations et aux températures maximales moyennes, i.e. les deux facteurs les plus susceptibles d'affecter la croissance des PA en milieu méditerranéen. Bien que ces trois années soient fortement contrastées d'un point de vue climatique, le jeu de données acquis ne permet pas de réaliser une étude complète de l'effet de la variabilité climatique inter-annuelle sur la croissance.

Une autre manière d'appréhender les effets sur la croissance de la variabilité climatique inter-annuelle consisterait à analyser croissance et variabilité climatique inter-annuelle sur un jeu de données de 15 à 20 années. Notons que la comparaison entre la croissance des PA du tronc avec les caractéristiques climatiques (présenté dans la première partie des résultats) n'a bien entendu pas cette prétention.

4.3.2.2 Corrélations entre les variables explicatives

L'interprétation des résultats est rendue parfois difficile en raison d'une corrélation entre les variables explicatives. L'ordre de ramification et la disponibilité en lumière sont par exemple des variables corrélées. Pour éviter la corrélation entre les variables, il serait possible d'utiliser un dispositif expérimental diminuant artificiellement la disponibilité en lumière quelque soit la position si bien qu'il existe des PA d'ordre 1 ou 2 recevant peu de lumière. L'utilisation de filets (ombrière) pour diminuer localement l'intensité du rayonnement au niveau des PA est possible mais n'a pas pu être mise en pratique dans notre situation expérimentale. L'ablation de feuilles ne semble pas être une solution car elle risque de perturber l'allocation du carbone. La décorrélation entre facteurs endogènes et facteurs environnementaux reste un problème difficile à résoudre expérimentalement.

Chapitre 6 : Conclusion générale et perspectives

1 Conclusions

Au cours de cette thèse, nous avons analysé (i) l'influence des effets de la géométrie et de la disposition spatiale des feuilles sur le climat radiatif dans les couronnes tridimensionnelles d'arbres et (ii) la variabilité de la croissance des pousses annuelles en fonction de leur position dans la couronne et de leur disponibilité en lumière. La seconde partie du travail s'appuie sur les résultats de la première. En effet, la caractérisation de la géométrie de la couronne des Noyers hybrides a été utilisée, dans un second temps, pour reconstruire les plantes virtuelles utilisées comme support d'une analyse à l'échelle des pousses annuelles.

Les résultats obtenus dans le chapitre 4 montrent que plusieurs relations allométriques peuvent être utilisées pour calculer le nombre de feuilles par pousse annuelle et la surface individuelle des feuilles, sans biaiser notablement le calcul du bilan radiatif d'une couronne. En revanche, la simulation de la surface individuelle des feuilles en fonction du type de pousse, courte ou longue, se heurte au problème de la distinction entre ces deux types. L'application d'un seuil de longueur pour distinguer pousses courtes et pousses longues apparaît délicate et susceptible de générer des erreurs relativement importantes. L'agrégation du feuillage est également déterminante et nécessite de regrouper de manière correcte les feuilles autour des pousses annuelles qui les portent. La connaissance de la localisation exacte des feuilles le long de la pousse n'apparaît par contre pas déterminante, et une répartition uniforme peut être utilisée pour repositionner les feuilles autour d'une pousse. L'utilisation de distributions statistiques simples semble adéquate pour représenter les angles foliaires. L'effet de la géométrie précise des feuilles s'est révélé enfin non négligeable, mais l'observation d'un nombre limité de feuilles apparaît suffisante pour définir des formes représentatives utilisables pour les calculs radiatifs.

Au cours de la reconstruction de la géométrie du feuillage, nous avons cherché à établir des relations entre l'orientation des feuilles et celle de la pousse annuelle qui les porte. Comme nous l'avons souligné, aucune relation simple n'a été mise en évidence à partir de l'analyse du jeu de données constitué des feuilles digitalisées. Nos observations sur l'orientation des feuilles *in situ* nous amène à penser que la géométrie et la surface individuelle des feuilles est fortement modulée par la lumière et l'espace disponible localement. Nous avons également noté que l'évolution de la surface foliaire individuelle le long d'une pousse annuelle varie selon la phyllotaxie. Cette forte variabilité explique en partie que l'estimation de la surface foliaire individuelle à partir de la longueur de la pousse porteuse et du rang relatif des feuilles est biaisée ($r^2=0.50$).

La généralisation de ces résultats doit être réalisée avec circonspection. En effet, les critères de qualité de reconstruction des couronnes dépendent des échelles de temps (intégration horaire, journalière ou saisonnière) et d'espace (feuille, pousse annuelle, couronne, peuplement) auxquelles on s'intéresse. Dès lors qu'on s'intéresse au bilan d'énergie des feuilles (pour estimer leur température et leur transpiration) ou au bilan dans le domaine du PAR (pour estimer leur assimilation carbonée), on doit considérer les éclairagements foliaires instantanés. Les résultats présentés dans cette étude ne considèrent, pour des raisons pratiques, que les éclairagements journaliers. Les différences induites par des modifications de l'architecture sur les éclairagements instantanés sont a priori plus importantes que celles mises en évidence sur la distribution des éclairagements journaliers.

A partir des lois statistiques et des relations allométriques utilisées au cours de cette première partie du travail, nous avons reconstruit la géométrie du feuillage et la structure ligneuse d'un Noyer au cours de trois années consécutives. Au cours du chapitre 5, nous nous sommes particulièrement intéressé aux relations entre la croissance des pousses annuelles, leur position dans la couronne et la disponibilité en lumière. L'allongement des pousses et le nombre de feuilles portées ont été plus particulièrement analysés. Les résultats obtenus montrent que la croissance et le développement des pousses filles (leur nombre, leur longueur, leur volume ligneux cumulé ou leur surface cumulée) au cours d'une année sont fortement corrélés à la surface foliaire de la pousse porteuse ($0.62 \leq r^2 \leq 0.88$). Cette corrélation est encore plus marquée avec le rayonnement total intercepté au cours de l'année précédente par la pousse porteuse ($0.67 \leq r^2 \leq 0.94$). Or, le gain de variabilité expliqué entre les deux modèles de régression indique la part de variabilité expliquée effectivement par la variable « éclairement foliaire ». Ces résultats montrent donc que l'éclairément a un effet réel sur les quatre variables analysées. Ceci suggère que les pousses mères les mieux éclairées ont acquis des caractéristiques morphologiques et histologiques favorisant la croissance des pousses filles et/ou qu'elles accumulent des réserves locales de carbohydrates disponibles pour la croissance de l'année suivante. La robustesse des relations observées offre des perspectives intéressantes du point de vue de la simulation de la croissance mais elle est fortement limitée par le fait que les pousses annuelles filles ne sont pas considérées individuellement. Par ailleurs, nous avons montré que la longueur des pousses annuelles est faiblement corrélée à leur disponibilité en lumière au cours de leur croissance. Le fait que cette corrélation soit faible (en particulier pour les pousses latérales ; $r^2=0.05$), montre que le bilan carboné n'est pas réellement un facteur limitant de la croissance des pousses lorsqu'elles sont autotrophes. Les différences de croissance des pousses serait donc soit déterminée précocement lors de leur stade hétérotrophe, soit modulée ultérieurement par le contrôle apical.

Par ailleurs, nous avons montré que la combinaison (i) d'un indice de vigueur (calculé à partir de la section des pousses annuelles et de l'ordre de ramification) avec (ii) une variable

« chemin topologique » (définie par la distance métrique entre la pousse annuelle et le collet de l'arbre) permet d'expliquer une grande part ($r^2=0.66$) de la variabilité de la longueur des pousses annuelles. Étant donné que la résistance au transport de l'eau et des éléments minéraux est déterminée par la longueur et la section des tissus de transport (évaluées indirectement par ces deux variables), la forte corrélation observée suggère que la croissance primaire peut être conditionnée par l'architecture hydraulique. Mais par ailleurs, le coût de fabrication des tissus vasculaires est proportionnel à la longueur du chemin topologique. Quelle que soit l'explication, les corrélations observées mettent en évidence que les diamètres (et, *a priori*, les surfaces de tissus conducteurs) le long de ce chemin topologique sont à prendre en compte. Dans la mesure où le diamètre d'une branche en un point donné dépend du nombre de pousses qu'elle porte, ceci suggère un avantage fonctionnel pour une pousse de partager une partie de son système vasculaire avec un grand nombre d'autres pousses.

2 Perspectives

L'utilisation de plantes virtuelles reconstruites à partir de digitalisations est un choix méthodologique qui offre de larges possibilités d'analyses dont nous avons donné un certain nombre d'illustrations. Les outils d'analyse de l'architecture étant toujours en cours de développement, certains modules spécifiques ont dû être développés. Au cours de cette thèse, la mise en place des méthodes pour automatiser les procédures de reconstruction des couronnes et de calcul du bilan radiatif a demandé un investissement en temps largement supérieur à nos prévisions. Pour cette raison, une partie des données collectées n'a pas été traitée. Par ailleurs, les analyses effectuées dans le cadre de cette thèse méritent par ailleurs d'être approfondies sur plusieurs thèmes :

Rôle de la qualité de la lumière comme facteur explicatif de la croissance. Plusieurs auteurs ont montré que la qualité de la lumière est susceptible d'affecter la croissance et le développement des organes des plantes annuelles et pérennes. Chez certaines espèces, la diminution du ratio rouge clair : rouge sombre (RC:RS) et/ou la diminution de l'intensité de la lumière bleu au sein de la couronne se traduit par des modifications morphologiques et anatomiques. Lee *et al.* (1997), par exemple, ont mis en évidence expérimentalement un effet du ratio RC:RS sur la longueur des pousses et le nombre d'entre-nœuds chez deux espèces d'arbres du genre *Hopea*. Aphalo et Letho (2001) ont montré un effet positif d'un éclairage enrichi en rayonnement rouge sombre sur la croissance des pousses de *Betula pendula*. Les études réalisées sur les effets du rayonnement situé dans de faibles longueurs d'onde (lumière bleu) ont également mis en évidence le rôle de celui-ci dans la croissance des pousses et des feuilles (Rapparini *et al.*, 1999). Chez *Juglans nigra* × *J. regia*, Frak *et al.* (2002) ont montré

que la qualité (le ratio RC:RS) et la quantité de lumière reçue localement affectent fortement les propriétés biochimiques des feuilles.

Au cours de ce travail, le rôle de la qualité de la lumière sur la croissance des organes n'a pas été évoqué. Les reconstructions tridimensionnelles de Noyer utilisées offrent pourtant un support permettant de rendre compte de la modification de la qualité de la lumière au sein des couronnes, tel que l'ont réalisé Gautier *et al.* (2000) sur une plante annuelle (*Trifolium repens*). La modification de la qualité de la lumière reçue par les pousses est fortement corrélée à leur éclaircissement : les modifications spectrales concernent le rayonnement rediffusé au sein de la couronne. Notons que cette composante de rayonnement rediffusé représente une contribution d'autant plus faible aux éclaircissements des pousses que leur éclaircissement total est élevé (l'interception du rayonnement incident étant alors prépondérante). La prise en compte du rôle de la qualité de la lumière sur la croissance reste une perspective très intéressante : elle représenterait une amélioration conséquente de la représentativité du calcul du climat radiatif pour des plantes à l'échelle de l'organe. On peut préciser que le paramétrage des variables d'entrée (réflectance, transmittance et absorbance) nécessaire au calcul de la qualité de la lumière pourrait être réalisé grâce au travail de Combes (2002) sur les propriétés optiques foliaire de Noyer.

Période d'intégration du rayonnement. La période d'intégration des calculs radiatifs réalisés dans les chapitres 4 et 5 a été choisie en fonction des objectifs fixés pour chacun de ces chapitres. Deux éléments peuvent être apportés :

- Analyse de sensibilité (Chapitre 4). Pour évaluer la sensibilité de la géométrie du feuillage sur les propriétés radiatives des couronnes, les calculs radiatifs ont été réalisés pour une journée claire, ces journées étant plus fréquentes et fournissant la plus large gamme d'éclaircissements foliaires. L'analyse pourrait cependant être améliorée en proposant trois scénarii de rayonnement incident : i) ciel clair au solstice d'été, ii) ciel clair à l'équinoxe, iii) ciel couvert.
- Croissance des pousses et simulation du rayonnement intercepté (Chapitre 5). Afin de rendre compte des conditions radiatives *in situ*, les éclaircissements foliaires ont été intégrés entre les jours 152 et 273 (1^{er} juin au 31 septembre, soit 4 mois) à partir des données mesurées sur la parcelle expérimentale. Cette période est située entre le déploiement des premières feuilles et le début de la période de jaunissement des feuilles. Etant donné que l'on dispose de mesures du rayonnement journalier, il serait intéressant de tester l'effet de différentes périodes d'intégration (par exemple mois par mois) afin de mettre en évidence quel pas de temps est le « plus explicatif » sur la

croissance. Notons que pour être rigoureux, l'augmentation de la surface foliaire dans les premiers stades devrait être pris en compte.

Orientation et surface des feuilles individuelles. La forte variabilité de ces deux variables, et notamment celle de la surface foliaire, nous a conduits à réaliser des hypothèses qui ne rendent pas bien compte de la variabilité observée entre les pousses axillaires d'une même pousse mère. Il serait intéressant d'examiner à nouveau ces hypothèses sur second jeu de données car elles conditionnent fortement la reconstruction de couronnes de grandes dimensions.

Intensité de la néoformation. Nous avons fait l'hypothèse au cours du chapitre 5 qu'une partie des pousses annuelles les plus vigoureuses étaient susceptible d'être néoformées. Cette hypothèse semble raisonnable car le phénomène de croissance par néoformation a été mis en évidence chez une espèce de Noyer hybride interspécifique proche de celle étudiée. Cependant, il nous semble nécessaire (i) d'apporter une preuve expérimentale au phénomène de croissance par néoformation et (ii) de quantifier ce phénomène chez des individus du même génotype et ayant connu les mêmes conditions de croissance. Aussi, nous proposons de quantifier ce phénomène à partir de l'analyse du contenu de bourgeons échantillonnés chez des individus de la même espèce et situées dans la même parcelle. Ce travail est en cours à partir d'un échantillon de 100 bourgeons récoltés en avril 2004 sur 5 individus, selon plusieurs positions dans la couronne. Les résultats nous permettront de préciser nos hypothèses quant à l'effet de la lumière sur l'intensité de la croissance par néoformation. On peut rappeler que chez le Noyer, le passage de la croissance par préformation à la croissance par néoformation n'est pas nécessairement associé à des marqueurs morphologiques visibles comme cela peut être le cas chez d'autres espèces (Peuplier noir, Abricotier). L'utilisation de méthodes statistiques de déconvolution permet d'estimer *a posteriori* le nombre de pièces néoformées (selon la méthode de Guédon *et al.* 2006).

Analyse de la croissance des pousses annuelles chez d'autres individus. La croissance des pousses annuelles (chapitre 5) n'a été analysée que sur un seul arbre. Nous disposons cependant des données nécessaires pour réaliser la même analyse sur un autre individu qui a également été digitalisé au cours de trois années consécutives. Contrairement à l'individu traité, cet arbre a fleuri et produit des fruits au cours de l'année 2002. La formation de fruits étant associée à une forte demande en carbone, elle modifie l'allocation du carbone dans la couronne. Cet effet pourra être pris en compte et analysé en distinguant les pousses végétatives et les pousses florifères.

L'approche méthodologique reposant sur des descriptions diachroniques détaillées de la couronne d'un arbre sur plusieurs années s'est avérée pertinente : des mêmes jeux de données

permettent d'évaluer les effets de variables biométriques et topologiques mesurées d'une part et de variables calculées d'autre part (telles que les éclairissements foliaires, non mesurables exhaustivement *in situ*). Les analyses statistiques se sont néanmoins révélées très délicates en raison (i) de fortes corrélations entre les variables explicatives et (ii) d'effets non linéaires. En ce qui concerne le second point, des transformations (logarithmique) ont été introduites mais elles peuvent être améliorées. En ce qui concerne la déconvolution des variables, seule l'application de traitements (par exemple en ombrant artificiellement certaines pousses) pourrait réellement valider les modèles proposés.

L'analyse statistique de la croissance différentielle des pousses au sein d'une couronne d'arbre permet d'orienter des recherches sur les bases fonctionnelles des processus de croissance et de ramification. Elle peut aussi servir à poser les bases de modèles de simulation de la croissance des couronnes d'arbres en fonction de leur environnement. Deux points sont à noter. Tout d'abord, l'effet sur plusieurs années des variables explicatives n'est pas prédictible sans passer par l'étape de simulation. Par exemple, un effet de la lumière, même faible, sur la croissance des pousses va conduire à un développement privilégié des axes les mieux éclairés : l'effet est cumulatif dans la mesure où une meilleure croissance a tendance à positionner les pousses filles en périphérie de la couronne, qui est la partie de la couronne la plus éclairée. Par ailleurs, seule la simulation permet d'évaluer les effets des variables explicatives intégrées sur plusieurs années. Elle constitue de ce fait un moyen efficace pour évaluer certaines hypothèses et, à l'occasion, remettre en cause le paramétrage de modèles analytiques.

Bibliographie

- Aber, J. D. et A. Federer** (1992). A generalised, lumped-parameter model of photosynthesis, evapotranspiration and net primary production in temperate and boreal forest ecosystems. *Oecologia* 92: 463-474.
- Adam, B.** (1999). POL95 - Software to drive a Polhemus Fastrak 3 SPACE 3D digitiser. Version 1. UMR PIAF INRA-UBP, Clermont-Ferrand, France.
- Anderson, M. C.** (1966). Stand structure and light penetration. II. A theoretical analysis. *J. Appl. Ecol.* 3: 41-54.
- Aphalo, P. J. et T. Lehto** (2001). Effect of lateral far-red light supplementation on the growth and morphology of birch seedlings and its interaction with mineral nutrition. *Trees* 15: 297-303.
- Arneth, A., F. M. Kelliher, T. M. Mcseveny et J. N. Byers** (1999). Assessment of annual carbon exchange in a water-stressed *Pinus radiata* plantation: an analysis based on eddy covariance measurements and an integrated biophysical model. *Global Change Biology* 5: 531-545.
- Ashton, P. M. S., L. P. Olander, G. P. Berlyn, R. Thadani et I. R. Cameron** (1997). Changes in leaf structure in relation to crown position and tree size of *Betula papyrifera* within fire-origin stands of interior cedar-hemlock. *Canadian Journal of Botany* 76: 1180-1187.
- Balandier, P., A. Lacointe, X. Le Roux, H. Sinoquet, P. Cruiziat et S. Le Dizès** (2000). SIMWAL : A structural-functional model simulating single walnut tree growth in response to climate and pruning. *Annals of Forest Science* 57: 571-585.
- Barczy, J. F., P. de Reffye et Y. Caraglio** (1997a). Essai sur l'identification et la mise en oeuvre des paramètres nécessaires à la simulation d'une architecture végétale. in *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. J. Bouchon, P. de Reffye et D. Barthélémy. Versailles, Science Update, INRA. 205-254.
- Barczy, J. F., P. de Reffye, Y. Caraglio, J. Dauzat, H. Rey et M. H. Lafond** (1997b). AMAPsim - Manuel de référence pour l'utilisateur.
- Barthélémy, D.** (1988). Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique. Montpellier, Université Montpellier II: 262.
- Barthélémy, D.** (1991). Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants. *Acta Biotheoretica* 39: 309-323.
- Barthélémy, D.** (2003). Botanical background for plant architecture analysis and modeling. in *Plant growth modeling and application - Proceedings - PMA03B*. G. Hu et M. Jaeger. Beijing, Chine, Tsinghua University Press, Springer. 1-20.
- Barthélémy, D., Y. Caraglio et E. Costes** (1997). Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. in *Modélisation et simulation de l'architecture chez les végétaux*. J. Bouchon, P. De Reffye et D. Barthélémy Paris, Sciences Update, INRA Editions. pp 89-136.
- Beaudet, M. et C. Messier** (1998). Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Canadian Journal Forest Research* 28: 1007-1015.
- Becquey, J.** (1997). Les noyers à bois. Paris, IDF.
- Bollmark, M., H. J. Chen, T. Moritz et L. Eliasson** (1995). Relations between cytokinin level, bud development and apical control in Norway spruce, *Picea abies*. *Physiologia Plantarum* 95(4): 563-568.
- Boudon, F., C. Noguier et C. Godin** (2001). GEOM module manual. I. User guide. Montpellier, CIRAD: 73p.

Bouroulet, F., D. Barthélémy, C. Ducatillon, J. M. Liminana et P. Reffye de (1994). Etude de la croissance et de la ramification de différentes formes de cyprès: *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae). Architecture des arbres fruitiers et forestiers, Montpellier (France), INRA, Paris.

Brisson, N., C. Gary, D. Ripoche, M. H. Jeuffroy, F. Ruget, B. Nicoullaud, P. Gate, F. Devienne-Barret, R. Antonioletti, C. Durr, G. Richard, N. Beaudoin, S. Recous, X. Tayot, D. Plenet, P. Cellier, J. M. Machet, J. M. Meynard et R. Delecolle (1998). STICS : a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. *Agronomie* 18: 311-346.

Brown, P. L., D. Doley et R. J. Keenan (2000). Estimating tree crown dimensions using digital analysis of vertical photographs. *Agricultural and Forest Meteorology* 100: 199-212.

Cannell, M. G. R. et R. C. Dewar (1994). Carbon Allocation in trees: a review of concepts for modelling. *Advances in Ecological Research* 25: 59-104.

Caraglio, Y. et D. Barthélémy (1997). Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. in *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux* J. Bouchon, P. de Reffye et D. Barthélémy. Versailles, Science Update, INRA. 11-87.

Casella, E. et H. Sinoquet (2003). A method for describing the canopy architecture of coppice polar with allometric relationships. *Tree Physiology* 23: 1153-1169.

Cescatti, A. (1997). Modelling the radiative transfer in discontinuous canopies of asymmetric crowns. I. Model structure and algorithms. *Ecological Modelling* 101: 263-264.

Champagnat, P., P. Barnola et S. Lavarenne (1986). Quelques modalités de la croissance rythmique endogène des tiges chez les végétaux ligneux. Compte rendus du Colloque International sur l'Arbre, Montpellier, Naturalia Monspelienasia.

Chelle, M. (2005). Phylloclimate or the climate perceived by individual plant organs: What is it? How to model it? What for? *New Phytologist* 166: 781-790.

Chen, S. G., R. Ceulemans et I. Impens (1994). A fractal-based Populus canopy structure model for calculation of light interception. *Forest Ecology and Management* 69(1-3): 97-110.

Chenu, K., N. Franck, J. Dauzat, J.-F. Barczi, H. Rey et J. Lecoeur (2005). Integrated responses of rosette organogenesis, morphogenesis and architecture to reduced incident light in *Arabidopsis thaliana* results in higher efficiency of light interception. *Functional Plant Biology* 32(12): 1123-1134.

Chiba, Y. (1990). Plant form based on the pipe model theory. I. A statical model within the crown. *Ecological Research* 5: 207-220.

Chiba, Y. (1991). Plant form based on the pipe model theory. II. Quantitative analysis of ramification in morphology. *Ecological Research* 6: 21-28.

Chuine, I., S. N. Aitken et C. C. Ying (2001). Temperature thresholds of shoot elongation in provenances of *Pinus contorta*. *Canadian Journal Forest Research* 31: 1444-1455.

Cline, M. G. (1997). Concepts and terminology of apical dominance. *American Journal of Botany* 84(9): 1064-1069.

Cline, M. G. et K. Dong-II (2002). A preliminary investigation of the role of auxin and cytokinin in sylleptic branching of three hybrid poplar clones exhibiting contrasting degrees of sylleptic branching. *Annals of Botany* 90: 417-421.

Cochard, H. (2002). De l'architecture hydraulique du xylème et de son apport à la compréhension des relations hydriques dans la plante. Université Blaise Pascal: 44p.

Cochard, H., S. Coste, B. Chanson, J.-M. Guehl et E. Nicolini (2005). Hydraulic architecture correlates with bud organogenesis and primary shoot growth in beech (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiology* in press.

- Collet, C., O. Lanter et M. Pardos** (2001). Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. *Annals of Forest Science* 58: 127-134.
- Combes, D.** (2002). Comparaisons de modèles de transferts radiatifs pour simuler la distribution du rayonnement actif sur la morphogénèse (MAR) au sein d'un peuplement végétal à une échelle locale., Université Blaise Pascal: 132.
- Costes, E.** (1993). Architecture aérienne de l'abricotier en développement libre. *Acta Botanica Gallica* 140: 249-261.
- Costes, E., Y. Guédon, M. Jay, A. Audubert et J. Lichou** (1995). Modeling of apricot flowers and fruits distribution in relation to shoot organization and tree architecture. 10th International Symposium on Apricot culture, Izmir (Turquie), Acta Horticulturae.
- Costes, E., H. Sinoquet, J. J. Kelner et C. Godin** (2003). Exploring within-tree architectural development of two apple tree cultivars over 6 years. *Annals of Botany* 91(1): 91-104.
- Coudurier, T., D. Barthélémy, B. Chanson, F. Courdier et C. Loup** (1995). Modélisation de l'architecture du Pin maritime *Pinus pinaster* Ait (Pinaceae) : Premiers résultats. Architecture des arbres fruitiers et forestiers, Montpellier, Les colloques, n°74, INRA Editions, Paris, France.
- Cremer, K. W.** (1992). Relations between reproductive growth and vegetative growth of *Pinus radiata*. *Forest Ecology and Management* 52: 179-199.
- Critchfield, W. B.** (1960). Leaf dimorphism in *Populus trichocarpa*. *American Journal of Botany* 47: 699-711.
- Damascos, M. A., C. H. B. A. Prado et C. C. Ronquim** (2005). Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. *Annals of Botany* 96(6): 1075-1084.
- Dauzat, J. et M. N. Eroty** (1997). Simulating light regime and intercrop yields in a coconut based farming system. *European Journal of Agronomy* 7: 63-74.
- Dauzat, J., B. Rapidel et A. Berger** (2001). Simulation of leaf transpiration and sap flow in virtual plants : model description and application to a coffee plantation in Costa Rica. *Agricultural and Forest Meteorology* 109: 143-160.
- Davidson, C. G. et W. R. Remphrey** (1994). Shoot neoformation in clones of *Fraxinus pennsylvatica* in relation to genotype, site and pruning treatments. *Trees* 8: 205-212.
- de Castro, F. et N. Fetcher** (1998). Three dimensional model of the interception of light by a canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* 90(3): 215-233.
- de Castro, F. et N. Fetcher** (1999). The effect of leaf clustering in the interception of light in vegetal canopies : theoretical considerations. *Ecological Modelling* 116: 125-134.
- de Kroon, H., H. Huber, J. F. Stuefer et J. M. van Groenendaal** (2005). A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166: 73-82.
- de Pury, D. G. G. et G. D. Farquhar** (1997). Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant, Cell and Environment* 20: 537-557.
- de Reffye, P., P. Dinouard et D. Barthélemy** (1991). Modélisation et simulation de l'architecture de l'Orme du Japon *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (Ulmaceae) : la notion d'axe de référence. in L'arbre. Biologie et Développement, 2ème Colloque International sur l'Arbre. Naturalia monspeliensa N° h.s. Montpellier, France. 251-266.
- de Reffye, P., C. Edelin et M. Jaeger** (1989). La modélisation de la croissance des plantes. *Recherche* 20: 158-168.

- de Reffye, P. et B. G. Hu** (2003). Relevant qualitative and quantitative choices for building and efficient dynamics plant growth models: GreenLab case. *in* Plant growth modeling and application - Proceedings - PMA03B. G. Hu et M. Jaeger. Beijing, Chine, Tsinghua University Press, Springer. 87-107.
- de Wit, C. T.** (1965). Photosynthesis of leaf canopies. *Agricultural Research Report* No. 663: 1-57.
- Den Dulk, J. A.** (1989). The interpretation of remote sensing, a feasibility study. Wageningen, Netherlands.
- Dickson, R. E.** (1989). Carbon and nitrogen allocation in trees. *Annals of Forest Science* 46: 631s-647s.
- Dickson, R. E.** (1991). Assimilate distribution and storage. *in* Physiology of trees A. S. Raghavendra, J. Wiley et I. Sons.
- Dogniaux, R.** (1973). Exposition énergétique par ciel serein des parois orientées et inclinées. Données d'application pour la Belgique., Inst. Météo. Belgique.
- Dreyer, E.** (1984). Comportement d'une plante pérenne soumise à des contraintes hydriques : réponses physiologiques de jeunes Noyers à des périodes de sécheresse. Clermont Ferrand (FRA), Université B. Pascal: 160.
- Dupraz, C., Y. Fournier, Y. Balvay, M. Dautzat, S. Pesteur et V. Simorte** (1999). Influence de quatre années de culture intercalaire de blé et de colza sur la croissance de noyers hybrides en agroforesterie. *in* Bois et Forêts des Agriculteurs Cemagref-Inra. Clermont-Ferrand, France. pp.95-104.
- Erbs, D. G., S. A. Klein et J. A. Duffie** (1982). Estimation of the diffuse radiation fraction for hourly, daily and monthly-average global radiation. *Solar Energy* 28(4): 293-302.
- Ewers, F. W. et M. H. Zimmerman** (1984). The hydraulic architecture of eastern hemlock (*Tsuga canadensis*). *Canadian Journal of Botany* 62: 940-946.
- Fady, B., F. Ducci, N. Aleta, J. Becquey, R. Diaz Vazquez, F. Fernandez Lopez, C. Jay-Allemand, F. Lefèvre, A. Ninot, K. Panetsos, P. Paris, A. Pisanelli et H. Rumpf** (2003). Walnut demonstrates strong genetic variability for adaptative and wood quality traits in a network of juvenile field tests across Europe. *New Forests* 25: 211-225.
- Fady, B. et F. Lefèvre** (1995). Breeding for walnut trees for wood production in France : updated general work program. Workshop of European Union AIR/Walnut project, Thessaloniki, Grèce.
- Falster, D. S. et M. Westoby** (2003). Leaf size and angle vary widely across species : what consequences for light interception ? *New Phytologist* 158: 509-525.
- Farque, L., H. Sinoquet et F. Colin** (2001). Canopy structure and light interception in *Quercus petraea* Seedlings in relation to light regime and plant density. *Tree Physiology* 21: 1257-1267.
- Farquhar, G. D., S. von Caemmerer et J. A. Berry** (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149(1): 78-90.
- Ferraro, P. et C. Godin** (2000). A distance measure between plant architectures. *Annals of Forest Science* 57: 445-461.
- Fleck, S., U. Niinemets, A. Cescatti et J. D. Tenhunen** (2003). Three-dimensional lamina architecture alters light-harvesting efficiency in *Fagus*: a leaf-scale analysis. *Tree Physiology* 23: 577-589.
- Ford, E. D.** (1992). The control of tree structure and productivity through the interaction of morphological development and physiological processes. *International Journal of Plant Sciences* 153: 147-162.
- Ford, E. D., A. Avery et R. Ford** (1990). Simulation of branch growth in the Pinaceae: interactions of morphology, phenology, foliage productivity, and the requirement for structural support, on the export of carbon. *Journal of Theoretical Biology* 146: 15-36.

- Ford, R. et E. D. Ford** (1990). Structure and basic equations of a simulator for branch growth in the Pinaceae. *Journal of Theoretical Biology* 146: 1-13.
- Fournier, C. et B. Andrieu** (1999). ADEL-Maize: an L-system based model for the intergration of growth processes from the organ to the canopy. Application to regulation of morphogenesis by light availability. *Agronomie* 19(3/4): 313-327.
- Foyer, C.** (1988). Feedback inhibition of photosynthesis through source-sink regulation in leaves. *Plant Physiology and Biochemistry* 28: 483-492.
- Frak, E., X. Le Roux, P. Millard, B. Adam, E. Dreyer, C. Escuit, H. Sinoquet, M. Vandame et C. Varlet-Grancher** (2002). Spatial distribution of leaf nitrogen and photosynthetic capacity within the foliage of individual trees : disentangling the effects of local light quality, leaf irradiance, and transpiration. *Journal of Experimental Botany* 53(378): 2207-2216.
- Franck, N.** (2005). Effet de la charge en fruits et de l'ombrage sur l'assimilation carbonée, la croissance et la production du caféier (*Coffea arabica* L.), Université Montpellier II: 175p.
- Fraser, G. W., C. D. Canham et K. P. Lertzman** (1999). Gap Light Analyser (GLA) Version 2.0 : Imaging software to extract canopy structure and gap light indices from true-colour fisheye photographs. Users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Colombia and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Friend, A. D., A. K. Stevens, R. G. Knox et M. G. R. Cannell** (1997). A process-based, biogeochemical, terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics (Hybrid v3.0). *Ecological Modelling* 95: 249-287.
- Gastellu-Etchegorry, J. P., D. Demarez, V. Pinel et F. Zagolski** (1996). Modeling radiative transfer in heterogeneous 3D vegetation canopies. *Remote Sensing of Environment* 58: 131-156.
- Gautier, H., R. Mech, P. Prusinkiewicz et C. Varlet-Grancher** (2000). 3D architectural modelling of aerial photomorphogenesis in white clover (*Trifolium repens* L.) using L-systems. *Annals of Botany* 85: 359-370.
- Gavrikov, V. L. et O. P. Sekretenko** (1996). Shoot-based three-dimensional model of young Scots pine growth. *Ecological Modelling* 88: 183-193.
- Germain, E.** (1997). Genetic improvement of the Persian walnut (*Juglans regia* L.). Proceedings of the 3rd International Walnut Congress, ISHS.
- Giuliani, R., E. Magnanini, C. Fracassa et F. Nerozzi** (2000). Ground monitoring the light-shadow windows of a tree canopy to yield canopy light interception and morphological traits. *Plant, Cell and Environment* 23: 783-796.
- Giuliani, R., E. Magnanini, F. Nerozzi, E. Muzzi et H. Sinoquet** (2005). Canopy probabilistic reconstruction inferred from Monte Carlo point-intercept leaf sampling. *Agricultural and Forest Meteorology* 128: 17-32.
- Godin, C. et Y. Caraglio** (1998). A multiscale model of plant topological structures. *Journal of Theoretical Biology* 191: 1-46.
- Godin, C., E. Costes et Y. Caraglio** (1997). Exploring plant topological structure with the AMAPmod software : an outline. *Silva Fennica* 31: 355-366.
- Godin, C., E. Costes et H. Sinoquet** (1999). A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Annals of Botany* 84: 343-357.
- Godin, C. et H. Sinoquet** (2005). *Commentary* : Functional-structural plant modelling. *New Phytologist* 166: 705-707.
- Goulet, J., C. Messier et E. Nikinmaa** (2000). Effect of branch position and light availability on shoot growth of understory sugar maple and yellow birch saplings. *Canadian Journal of Botany* 78(8): 1077-1085.

- Grace, J. B. et D. Tilman** (1990). Perspectives on plant competition., Academic Press, San Diego.
- Granier, A. et F. Tardieu** (1998). Is thermal time adequate for expressing the effects of temperature on sunflower leaf development? *Plant, Cell and Environment* 21: 695-703.
- Grassi, G. et R. Giannini** (2005). Influence of light and competition on crown and shoot morphological parameters of Norway spruce and silver fir saplings. *Annals of Forest Science* 62: 269-274.
- Green, S., K. McNaughton, J. N. Wünsche et B. Clothier** (2003). Modeling light interception and transpiration of Apple tree canopies. *Agronomy Journal* 95: 1380-1387.
- Grossman, Y. L. et T. M. Dejong** (1994). PEACH : a simulation model of predictive and vegetative growth in peach tree canopies. *Tree Physiology* 14: 329-345.
- Guédon, Y. et E. Costes** (1997). Modélisation de la croissance d'un axe végétatif. in Modélisation et simulation de l'architecture chez les végétaux J. Bouchon, P. de Reffye et D. Barthélemy. Paris, Sciences Update, INRA Editions. pp.173-185.
- Guédon, Y., J. Pontieri, S. Sabatier et D. Barthélemy** (2005). Analyzing neoformation in trees by a deconvolution method. *Annals of Botany* soumis.
- Guédon, Y., J. Puntieri, S. Sabatier et D. Barthélemy** (2006). Analyzing neoformation in trees by a deconvolution method. *Annals of Botany* (Soumis).
- Hallé, F., R. A. A. Oldeman et P. B. Tomlinson**, Eds. (1978a). Tropical trees and forests. An architectural analysis.
- Hallé, F., R. A. A. Oldeman et P. B. Tomlinson** (1978b). Tropicals trees and forests. Berlin, Heidelberg, New-York, Springer-Verlag.
- Hallé, H. et R. A. A. Oldeman**, Eds. (1970). Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Monographie de Botanique et Biologie végétale.
- Hanan, J. et Y. P. Wang** (2004). Floradig: a configurable program for capturing plant architecture. 4th International Workshop On Functional-Structural Plant Models, Montpellier, France.
- Harper, J. L. et A. D. Bell** (1979). The population dynamics of growth in organisms with modular construction. Population dynamics, 20th Symposium of the British Ecological Society, Londre, UK, Blackwell.
- Harper, J. L., B. R. Rosen, J. White, J. B. C. Jackson, A. G. Coates, D. J. Hugues, R. N. Hugues, A. R. Watkinson, J. S. Ryland, G. F. Warner, F. Halle, D. Barthelemy, A. P. J. Trinci, E. G. Cutter, R. C. Hardwick, A. D. Bell, G. O. Mackie, L. D. Gottlieb, M. Franco, P. E. J. Dyrinda et G. C. Williams** (1986). The growth and form of modular organisms. Proceedings of a Royal Society Discussion Meeting, The Royal Society of London.
- Heuret, P.** (1998). Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt) Liebl., Fagaceae). Mémoire de DEA, Université Nancy I: 20p.
- Heywood, V. H.** (1993). Flowering plants of the world. New York, Oxford University Press.
- Ihaka, R. et R. Gentleman** (1996). R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5: 299-314.
- Isik, K.** (1990). Seasonal course of height and needle growth in *Pinus nigra* growth in summer-dry Central Anatolia. *Forest Ecology and Management* 35: 261-270.
- Jackson, J. E. et J. W. Palmer** (1972). Interception of light by model hedgerow orchards in relation to latitude, time of year and hedgerow configuration and orientation. *Journal of Applied Ecology* 9: 341-357.

- Janin, G., R. Marchal, C. Houssement et C. Herbe** (1993). Les travaux de la recherche sur le bois de noyer. *Forêt Entreprise* 91: 61-64.
- Jay-Allemand, C., V. De Pons, P. Doumas, P. Capelli, L. Soussountzov et D. Cornu** (1991). Formation de racines in vitro à partir de cotylédons de noix (*Juglans* sp.) : un modèle d'étude de la rhizogénèse chez les espèces ligneuses. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Série III Sciences de la Vie* 312: 369-375.
- Jeffreys, H.** (1961). *Theory of probability.*, Oxford University Press, 3rd Edition.
- Kellomäki, S. et H. Strandman** (1995). A model for the structural growth of young Scots pine crowns based on light interception by shoots. *Ecological Modelling* 80: 237-250.
- Kimura, K., A. Ishida, A. Uemura, Y. Matsumoto et I. Terashima** (1998). Effects of current-year and previous-year PPFs on shoot gross morphology and leaf properties in *Fagus japonica*. *Tree Physiology* 18: 459-466.
- Koike, F.** (1989). Foliage-crown development and interaction in *Quercus gilva* and *Quercus acuta*. *Journal of Ecology* 77: 92-111.
- Kozlowski, T. T.** (1971). Growth and development of trees. Vol 1. Seed germination, ontogeny and shoot growth. New York, Academic Press.
- Kozlowski, T. T. et J. J. Clausen** (1966). Shoot growth characteristics in heterophyllous woody plant. *Canadian Journal of Botany* 44: 827-843.
- Kremer, A.** (1992). Décomposition de la croissance en hauteur du pin maritime (*Pinus pinaster* Aït.): architecture génétique et application à la sélection précoce., Univeristé Paris XI Centre Orsay: 124.
- Lacointe, A.** (2000). Carbon allocation among tree organs : a review of basic processes and representation in fonctional-structural tree models. *Annals of Forest Science* 57: 521-533.
- Lacointe, A., E. Deleens, T. Ameglio, B. Saint-Joanis, C. Lelarge, M. Vandame, G. C. Song et F.-A. Daudet** (2004). Testing the branch autonomy theory : a $^{13}\text{C}/^{14}\text{C}$ double-labelling experiment on differentially shaded branches. *Plant, Cell and Environment* 27: 1159-1168.
- Lacointe, A., J. G. Isebrands et G. E. Host** (2002). A new way to account for the effect of source-sink spatial relationships in whole plant carbon allocation models. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1838-1848.
- Lacointe, A., A. Kajji, F.-A. Daudet, P. Archer et J.-S. Frossard** (1993). Mobilization of carbon reserves in young walnut trees. *Acta Botanica Gallica* 140(4): 435-441.
- Lakso, A. N. et R. S. Johnson** (1990). A simplified dry matter production model for apple using automatic programming simulation software. Second International Symposium on Computer Modelling in fruit Research and Orchard Management, Logan, Utah USA, ISHS.
- Lauri, P.-E. et E. T  rouanne** (1995). Analyse de la croissance primaire de rameaux de pommier (*Malus xdomestica* Bokh.) au cours d'une saison de v  g  tation. *Canadian Journal of Botany* 73(1471-1489).
- Le Diz  s, S.** (1998). Mod  lisation des relations structure-fonction du Noyer. Application    la taille. INRA PIAF - Bioclimatologie, Universit   de Paris-Sud, UFR Scientifique d'Orsay: 205.
- Le Diz  s, S., P. Cruiziat, A. Lacointe, H. Sinoquet, X. Le Roux, P. Balandier et P. Jacquet** (1997). A model for simulating structure-function relationships in Walnut tree growth processes. *Silva Fennica* 31(3): 313-328.
- Lee, D. W., S. F. Oberbauer, B. Krishnapilay, M. Mansor, H. Mohamad et Y. Kheong** (1997). Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian *Hopea* species. *Oecologia* 110: 1-9.
- Le Roux, X., S. Grand, E. Drewer et F.-A. Daudet** (1999). Parametrization and testing of a biochemically based photosynthesis model for walnut (*Juglans regia*) trees and seedlings. *Tree Physiology* 19: 481-492.

- Le Roux, X., A. Lacointe, A. Escobar-Gutiérrez et S. Le Dizès** (2001). Carbon-based models of individual tree growth : a critical appraisal. *Annals of Forest Science* 58: 469-506.
- Lei, T. T. et M. J. Lechowicz** (1990). Shade adaptation and shade tolerance in saplings of three *Acer* species from eastern North America. *Oecologia* 84: 224-228.
- Lescourret, F., M. Ben Mimoun et M. Génard** (1998). A simulation model of growth at the shoot-bearing fruit level I. Description and parameterization for peach. *European Journal of Agronomy* 9: 173-188.
- Luan, J., R. I. Muetzekfeldt et J. Grace** (1996). Hierarchical approach to forest ecosystem simulation. *Ecological Modelling* 86: 37-50.
- Lucas, I. et D. Cornu** (1996). Rôle des hormones et d'une protéine dans le contrôle de l'embryogenèse somatique adventive chez le noyer hybride (*Juglans nigra* × *Juglans regia*). Thèse de Doctorat, Université d'Orléans, Orléans, France. 122p.
- Mabberley, D. J.** (1987). The Plant Book. A portable dictionary of the higher plants., Cambridge University Press.
- Maillette, L.** (1982). Structural dynamics of silver birch. A matrix model of bud population. *Journal of Applied Ecology* 19: 219-238.
- Mäkelä, A.** (1986). Implications of the pipe model theory on dry matter partitioning and height growth in trees. *Journal of Theoretical Biology* 123: 103-120.
- Mäkelä, A.** (1997). A carbon balance model of growth and self-pruning in trees based on structural relationships. *Forest Science* 43(1): 7-24.
- Mäkelä, A., K. Virtanen et E. Nikinmaa** (1995). The effects of ring width, stem position, and stand density on the relationship between foliage biomass and sapwood area in Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Canadian Journal of Forest Research* 25: 970-977.
- Marcelis, L. F. M.** (1993). Simulation of biomass allocation in greenhouse crops - a review. *Acta Horticulturae* 328: 49-67.
- Massonnet, C.** (2004). Variabilité architecturale et fonctionnelle du système aérien chez le pommier (*Malus x domestica* Borkh.) : comparaison de quatre cultivars par une approche de modélisation structure-fonction, Université Montpellier II, 184p.
- Mauget, J. C.** (1984). Comportement comparé des bourgeons de l'année et des bourgeons latents chez le noyer (*Juglans regia* L., cv. "Franquette"). Conséquence sur la morphogénèse de l'arbre. *Agronomie* 4(6): 507-515.
- Mencuccini, M. et J. Grace** (1995). Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiology* 15(1): 1-10.
- Monsi, M. et T. Saeki** (1953). Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Botany* 14: 22-52.
- Mouliat, B. et H. Sinoquet** (1993). Tree dimensional digitising systems for plant canopy geometrical structure : a review. in Crop structure and light microclimate. Varlet-Grancher, R. Bonhomme et H. Sinoquet. Paris, INRA Editions. 183-193.
- Mulia, R.** (2005). Modélisation tri-dimensionnelle de la croissance du système racinaire des plantes en milieu hétérogène avec l'approche de l'automate voxelaire - Concepts de modélisation et application à des arbres agroforestiers., Université Montpellier II: 86p.
- Mutke, S., J. Gordo, J. Climent et L. Gil** (2003). Shoot growth and phenology modelling of grafted Stone pine (*Pinus pinea* L.) in Inner Spain. *Annals of Forest Science* 60: 527-537.

- Mutke, S., R. Sievänen, E. Nikinmaa, J. Perttunen et L. Gil** (2005). Crown architecture of grafted Stone pine (*Pinus pinea* L.): shoot growth and bud differentiation. *Trees* 19: 15-25.
- Nicolini, E.** (1997). Approche morphologique du développement du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.), Université de Sciences et Techniques du Languedoc: 185p.
- Nicolini, E.** (1998). Architecture et gradients morphogénétiques chez de jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* L., Fagaceae) en milieu forestier. *Canadian Journal of Botany* 72: 1232-1244.
- Nicolini, E. et B. Chanson** (1999). La pousse courte, un indicateur du degré de maturation chez le hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Canadian Journal of Botany* 77: 1539-1550.
- Niinements, U.** (1998). Are compound-leaved woody species inherently shade-tolerant? An analysis of species ecological requirements and foliar support costs. *Plant Ecology* 134: 1-11.
- Niinements, U. et A. Lukjanova** (2003). Needle longevity, shoot growth and branching frequency in relation to site fertility and within-canopy light conditions in *Pinus sylvestris*. *Annals of Forest Science* 60: 195-208.
- Nikinmaa, E., C. Messier, R. Sievanen, J. Perttunen et M. Lehtonen** (2003). Shoot growth and crown development : effect of crown position in three-dimensional simulations. *Tree Physiology* 23: 129-136.
- Nilson, T.** (1971). A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands. *Agricultural Meteorology* 8: 25-38.
- Norman, J. M. et J. M. Welles** (1983). Radiative transfer in an array of canopies. *Agronomy Journal* 75: 481-488.
- Nougarède, A.** (1965). Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires. in Travaux de Biologie Végétale dédiés au Prof. Plantefol, Masson. 171,340.
- O'Connell, B. M. et M. Kelty** (1994). Crown architecture of understory and open-grown white pine (*Pinus strobus* L.) saplings. *Tree Physiology* 14: 89-102.
- Oker-Blom, P. et S. Kellomäki** (1983a). Effect of grouping of foliage on the within stand and within-crown light regime: comparaison of random and grouping canopy models. *Agricultural and Forest Meteorology* 28: 143-155.
- Oker-Blom, P. et S. Kellomäki** (1983b). Effect of grouping of foliage on the within-stand and within-crown light regime: comparaison of random and grouping canopy models. *Agricultural Meteorology* 28: 143-155.
- Pearcy, R. W., H. Muraoka et F. Valladares** (2005). Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a tree-dimensional simulation model. *New Phytologist* 166(3): 791.
- Pearcy, R. W. et W. Yang** (1996). A three-dimensional crown architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants. *Oecologia* 108: 1-12.
- Perttunen, J., R. Sievänen et E. Nikinmaa** (1998). LIGNUM : a model combining the structure and the functioning of trees. *Ecological Modelling* 108: 189-198.
- Perttunen, J., R. Sievanen, E. Nikinmaa, H. Salminen, H. Saarenmaa et J. Vakeva** (1996). LIGNUM : A tree model based on simple structural units. *Annals of Botany* 77: 87-98.
- Phattaralerphong, J. et H. Sinoquet** (2005). A method for 3D reconstruction of tree crown volume from photographs: assessment with 3D-digitized plants. *Tree Physiology* 25: 1229-1242.
- Piutti, E. et A. Cescatti** (1997). A quantitative analysis of the interactions between climatic response and intraspecific competition in European beech. *Canadian Journal Forest Research* 27: 277-284.
- Planchais, I.** (1998). Modélisation de la croissance et de l'architecture du jeune Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) : effet de l'éclaircissement, Université Paris XI-Orsay: 199p.

- Planchais, I. et H. Sinoquet** (1998). Foliage determinants of light interception in sunny and shaded branches of *Fagus sylvatica* (L.). *Agricultural and Forest Meteorology* 89: 241-253.
- Polhemus Inc.** (1993). 3SPACE FASTRAK. User's Manual. Revision F.
http://www.vrlogic.com/html/polhemus/3space_fastrak.html. Cochester, Vt, USA.
- Powell, G. R.** (1988). Shoot elongation, leaf demography and bud formation in relation to branch position on *Larix laricina* saplings. *Trees* 2: 150-164.
- Pradal, C., N. Dones, C. Godin, P. Barbier de Reuille, F. Boudon, B. Adam et H. Sinoquet** (2004). ALEA : A software for integrating analysis and simulation tools for 3D architecture and ecophysiology. 4th International Workshop On Functional-Structural Plant Models, Montpellier, France.
- Prusinkiewicz, P. et A. Lidenmayer** (1990). The algorithmic beauty of plants. Berlin.
- Prusinkiewicz, P. W., W. R. Remphrey, C. G. Davidson et M. S. Hammel** (1994). Modeling the architecture of expanding *Fraxinus pennsylvanica* shoots using L-systems. *Canadian Journal of Botany* 72: 701-714.
- Puntieri, J. G., M. S. Souza, D. Barthélémy, C. Brion, M. Nuñez et C. Mazzini** (2000). Preformation, neoformation, and shoot structure in *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). *Canadian Journal of Botany* 78(8): 1044-1054.
- Puntieri, J. G., M. Stecconi et D. Barthélémy** (2002). Preformation and neoformation in shoots of *Nothofagus antarctica* (G. Foster) Oerst. (Nothofagaceae) shrubs from northern Patagonia. *Annals of Botany* 89: 665-673.
- Rameau, J. C., D. Mansion et G. Dumé** (1989). Flore forestière française. Guide écologique illustré. 1. Plaines et collines., IDF.
- Rapparini, F., A. Rotondi et R. Baraldi** (1999). Blue light regulation of the growth of *Prunus persica* plants in a long term experiment : morphological and histological observations. *Trees* 14: 169-176.
- Rastetter, E. B., M. G. Ryan, G. R. Shaver, J. M. Mellilo, K. J. Nadelhoffer, J. E. Hobbie et J. D. Auer** (1991). A general biogeochemical model describing the responses of the C and N cycles in terrestrial ecosystems to changes in CO₂, climate and N deposition. *Tree Physiology* 9: 101-126.
- Rauscher, H. M., J. G. Isebrands, G. E. Host, R. E. Dickson, D. I. Dickmann, T. R. Crow et D. A. Michael** (1990). ECOPHYS: an ecophysiological growth process model for juvenile poplar. *Tree Physiology* 7: 255-281.
- Remphrey, W. R. et G. R. Powell** (1984). Crown architecture of *Larix laricina* saplings: shoot preformation and neoformation and their relationships to shoot vigour. *Canadian Journal of Botany* 62: 2181-2192.
- Rey, H.** (2003). Utilisation de la modélisation 3D pour l'analyse et la simulation du développement et de la croissance végétative d'une plante de Tournesol en conditions environnementales fluctuantes (température et rayonnement), Université Montpellier II: 160p.
- Richardson, A. D., G. P. Berlyn, P. M. S. Ashton, R. Thadani et I. R. Cameron** (1999). Foliar plasticity of hybrid spruce in relation to crown position and stand age. *Canadian Journal of Botany* 78: 305-317.
- Sabatier, S.** (1999). Variabilité morphologique et architecturale de deux espèces de Noyers : *Juglans regia* L., *Juglans nigra* L. et de deux espèces de Noyers hybrides interspécifiques, Université Montpellier II: 140.
- Sabatier, S. et D. Barthélémy** (1999). Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). *Annals of Botany* 84(3): 387-392.
- Sabatier, S. et D. Barthélémy** (2001). Bud structure in relation to shoot morphology and position on the vegetative annual shoots of *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Annals of Botany* 87: 117-123.

- Sabatier, S., D. Barthélémy et I. Ducousso** (2003). Period of organogenesis in mono- and bicyclic annual shoots of *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Annals of Botany* 92: 231-238.
- Sabatier, S., D. Barthélémy, I. Ducousso et E. Germain** (1995). Nature de la pousse annuelle chez le Noyer commun, *Juglans regia* var. Lara (Juglandaceae) : préformation hivernale et printanière. in *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*. Paris, INRA. 109-123.
- Sabatier, S., D. Barthélémy, I. Ducousso et E. Germain** (1998). Modalités d'allongement et morphologie des pousses annuelles chez le noyer commun, *Juglans regia* L., 'Lara' (Juglandaceae). *Canadian Journal of Botany* 76: 1253-1264.
- Sekimura, T.** (1995). The diversity in shoot morphology of herbaceous plants in relation to solar radiation captured by leaves. *Journal of Theoretical Biology* 177: 289-297.
- Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi et T. Kira** (1964). A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. *Japanese Journal of Ecology* 14: 97-105.
- Shlyakhter, I., M. Rozenoer, J. Dorsey et S. Teller** (2001). Reconstructing 3D tree models from instrumented photographs. *IEEE Computer Graphics and Applications* 21: 53-61.
- Sievänen, R., E. Nikinmaa, P. Nygren, H. Ozier-Lafontaine, J. Perttunen et H. Hakula** (2000). Components of functional-structural tree models. *Annals of Forest Science* 57: 399-412.
- Sinoquet, H.** (1993). Modelling radiative transfer in heterogeneous canopies and intercropping systems. in *Crop structure and light microclimate*. C. Varlet-Grancher, R. Bonhomme et H. Sinoquet. Paris, Sciences Update, INRA Editions. pp 229-252.
- Sinoquet, H., B. Adam, P. Rivet et C. Godin** (1997). Interactions between light and plant architecture in an agroforestry walnut tree. *Agroforestry forum* 8(2): 37-40.
- Sinoquet, H., X. Le Roux, B. Adam, T. Ameglio et F.-A. Daudet** (2001). RATP : a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies : application to an isolated tree crown. *Plant, Cell and Environment* 24: 395-406.
- Sinoquet, H. et P. Rivet** (1997). Measurement and visualization of the architecture of an adult tree based on a three-dimensional digitising device. *Trees* 11(5): 265-270.
- Sinoquet, H., G. Sonohat, J. Phattaralerphong et C. Godin** (2005). Foliage randomness and light interception in 3D digitised trees : an analysis from multiscale discretisation of the canopy. *Plant, Cell and Environment* 28(9): 1158-1170.
- Sinoquet, H., S. Thanisawanyangkura, H. Mabrouk et P. Kasemsap** (1998). Characterisation of light interception in canopies using 3D digitising and image processing. *Annals of Botany* 82(2): 203-212.
- Sinoquet, H., C. Varlet-Grancher et R. Bonhomme** (1993). Modelling radiative transfer within homogeneous canopies : basic concepts. in *Crop structure and light microclimate*. C. Varlet-Grancher, R. Bonhomme et H. Sinoquet. Paris, Sciences Update, INRA Editions. pp 207-228.
- Smart, R. E.** (1973). Sunlight interception by vineyards. *American Journal of Enology and Viticulture* 24(4): 141-147.
- Sone, K., K. Noguchi et I. Terashima** (2005). Dependency of branch diameter growth in young *Acer* trees on light availability and shoot elongation. *Tree Physiology* 25: 39-48.
- Sonohat, G., H. Sinoquet, V. Kulandaivelu, D. Combes et F. Lescourret** (2005). Three-dimensional reconstruction of partially 3D digitised peach tree canopies. *Tree Physiology in press*.
- Sonohat, G., H. Sinoquet, V. Kulandaivelu, D. Combes et F. Lescourret** (2006). Three-dimensional reconstruction of partially 3D digitised peach tree canopies. *Tree Physiology* 26: 337-351.

- Sonohat, G., H. Sinoquet, C. Varlet-Grancher, M. Rakocevic, A. Jacquet, J.-C. Simon et B. Adam** (2002). Leaf dispersion and light partitioning in three-dimensionally digitized tall fescue-white clover mixtures. *Plant, Cell and Environment* 25: 529-538.
- Spitters, C. J. T., H. A. J. M. Toussaint et J. Goudriaan** (1986). Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis. Part I.: Components of incoming radiation. *Agricultural and Forest Meteorology* 38: 217-229.
- Sprugel, D., T. Hinckley et W. Schaap** (1991). The theory and practice of branch autonomy. *Annual Review of Ecology Systematics* 22: 309-334.
- Sprugel, D.** (2002). When branch autonomy fails : Milton's Law of resource availability and allocation. *Tree Physiology* 22(1119-1124).
- Stafsform, J. P.** (1995). Developmental potential of shoot buds. in *Plants Stems : Physiology and functional morphology* B. L. Gartner. San Diego, Academic Press. 257-279.
- Suzuki, A. A.** (2002). Shoot growth patterns in saplings of *Cleyera japonica* in relation to light and architectural position. *Tree Physiology* 23: 67-71.
- Takafumi, T., J. Yamaguchi et Y. Takeda** (1998). Measurements of forest canopy structure with laser plane range-finding method - development of a measurement system and applications to real forests. *Agricultural and Forest Meteorology* 91: 149-160.
- Takenaka, A.** (1994a). Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research* 9: 109-114.
- Takenaka, A.** (1994b). A simulation model of tree architecture development based on growth response to local light environment. *Journal of Plant Research* 107: 321-330.
- Takenaka, A.** (1997). Structural variation in current-year shoots of broad-leaved evergreen tree saplings under forest canopies in warm temperate Japan. *Tree Physiology* 17: 205-210.
- Takenaka, A., Y. Inui et A. Osawa** (1998). Measurements of three-dimensional structure of plants with a simple device and estimation of light capture of individual leaves. *Functional Ecology* 12: 159-165.
- Tappeiner, U. et A. Cernusca** (1998). Model simulation of spatial distribution of photosynthesis in structurally differing plant communities in the Central Caucasus. *Ecological Modelling* 113: 201-223.
- Thanisawanyangkura, S., H. Sinoquet, P. Rivet, M. Cretenet et E. Jallas** (1997). Leaf orientation and sunlit leaf area distribution in cotton. *Agricultural and Forest Meteorology* 86: 1-15.
- Thiébaud, B., J. Cuguen et S. Dupré** (1985). Architecture des jeunes hêtres *Fagus sylvatica*. *Canadian Journal of Botany* 63: 2100-2110.
- Thimann, K. V.** (1977). Hormone action in the whole life of plants. Amherst, Massachusetts, USA., University of Massachusetts Press.
- Tognetti, R., G. Minotta, S. Pinzauti, M. Michelozzi et M. Borguetti** (1998). Acclimation to changing light conditions of long-term shade-grown beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings of different geographic origins. *Trees* 12: 326-333.
- Tyree, M. T.** (1988). A dynamic model for water flow in a single tree : evidence that models must account for hydraulic architecture. *Tree Physiology* 4: 195-217.
- Umeki, K. et K. Kikuzawa** (2000). Patterns in individual growth, branch population dynamics, and growth and mortality of first-order branches of *Betula platyphylla* in northern Japan. *Annals of Forest Science* 57: 587-598.
- Umeki, K. et T. Seino** (2003). Growth of first order branches in *Betula platyphylla* saplings as related to age, position, size, angle and light availability of branches. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 1276-1286.

- Valentine, H. T., T. G. Gregoire, H. E. Burkhart et D. Y. Hollinger** (1997). A stand-level model of carbon allocation and growth, calibrated for loblolly pine. *Canadian Journal of Forest Research* 27(6): 817-830.
- Valladares, F. et R. W. Pearcy** (1998). The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia* 114: 1-10.
- Véra, C.** (2004). Modèles linéaires mixtes multiphasiques pour l'analyse de données longitudinales - Application à la croissance des plantes, Université Montpellier 2, France: 150p.
- Wang, Y. P. et P. G. Jarvis** (1990). Description and validation of an array model - MAESTRO. *Agricultural and Forest Meteorology* 51: 257-280.
- Wei, R.-P., S. D. Han, N. K. Dhir et F. C. Yeh** (2004). Population variation in growth and 15-year-old shoot elongation along geographic and climatic gradients in black spruce in Alberta. *Canadian Journal Forest Research* 34: 1691-1702.
- White, J.** (1979). The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 109-145.
- Whitehead, D., J. Grace et M. Godfrey** (1990). Architectural distribution of foliage in individual *Pinus radiata* D. Don crowns and the effects of clumping on radiation interception. *Tree Physiology* 7: 135-155.
- Willaume, M., P.-E. Lauri et H. Sinoquet** (2004). Light interception in apple trees influenced by canopy architecture manipulation. *Trees* 18: 705-713.
- Wilson, B. F.** (1981). Apical control of diameter growth in white pine branches. *Forest Science*(27).
- Wilson, B. F.** (2000). Apical control of branch growth and angle in woody plants. *American Journal of Botany* 87: 601-607.
- Yang, X. S., T. H. Short, R. D. Fox et W. L. Bauerle** (1990). Plant architectural parameters of a greenhouse cucumber row crop. *Agricultural and Forest Meteorology* 52(2): 93-105.
- Zimmerman, M. H.** (1983). Xylem structure and ascent of sap. Berlin (RFA), Springer-Verlag.
- Zimmermann, M. H.** (1978). Hydraulic architecture of some diffuse-porous species. *Canadian Journal of Botany* 56: 2286-2295.

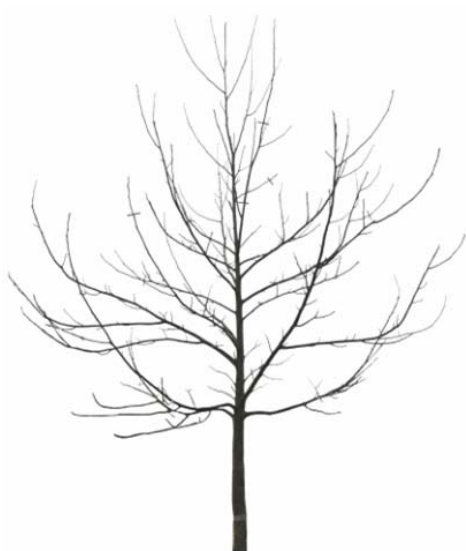
ANNEXES

Annexe 1 : Synthèse des mesures réalisées sur cinq individus de Noyers hybrides au cours des années 2001, 2002 et 2003. Le tableau précise l'échelle à laquelle les mesures ont été réalisées.

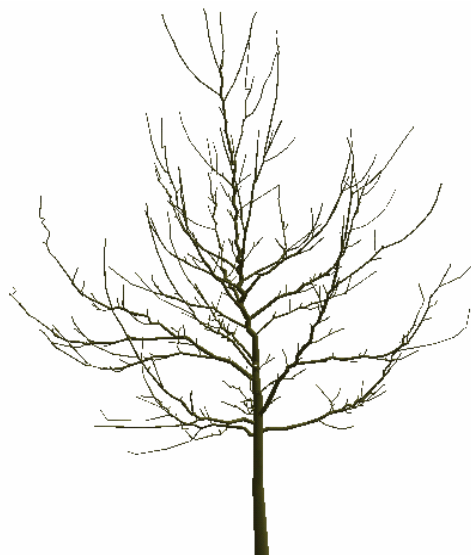
N°	Age des individus (année)	Mesure du nombre d'entre-nœuds	Mesure du nombre de feuilles / cataphylles	Longueur des pousses	Diamètre des pousses	PH la couronne	PH sous la couronne	PH dans la couronne	Masse surfacique / Teneur en azote
28-6	7	PA	PA	PA	NM	NM	NM	NM	NM
33-6	7	PA	PA	PA	NM	NM	NM	NM	NM
33-11	7, 8 et 9	PA	PA	PA	PA (2003)	Oui	Oui	Oui	Oui
36-10	7, 8 et 9	PA	PA	PA	PA (2003)	Oui	Oui	Oui	Oui
16-2	9	PA 2003	PA 2003	PA 2003	A1, A2 et A3	Oui	NM	Oui	Oui

Légende : NM = non mesuré, PA = ensemble des pousses annuelles ; PA 'X' = pousses annuelles de l'année X uniquement ; PA ('année') = ensemble des pousses annuelles portés par l'arbre décrit en X, A1 = axe d'ordre 1, etc.

Annexe 2 : Structure ligneuse des Noyers hybrides 33-11 et 36-10 photographiés *in situ* et leur représentation tridimensionnelle

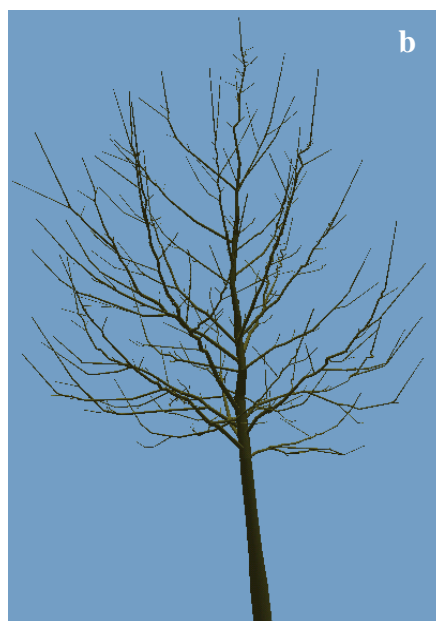


a



b

Structure ligneuse du Noyer 36-10 en 2003 photographié *in situ* (a) et reconstruit à partir de la description de sa topologie et la mesure de sa géométrie. La hauteur du Noyer est de 5 mètres.



b

Structure ligneuse du Noyer 33-11 en 2003 photographié *in situ* (a) et reconstruit à partir de la description de sa topologie et la mesure de sa géométrie. La hauteur du Noyer est de 5 mètres.

Annexe 3 : Paramètres utilisées pour calculer les calculs radiatifs avec la plate-forme Archimed

Paramètres utilisées pour les simulations des transferts radiatifs effectuées dans le chapitre 4.

Couronnes	C1, C2, C3
Paramètres associés à la scène utile	
Coordonnées géographiques de la scène	43°N ; 0°E
Altitude (m)	50
Orientation de la scène par rapport au Nord (degrés)	0
Option de toricité	Oui
Taille de la scène utile (m ²)	424
Hauteur des strates horizontales ¹² (m)	0.5
Paramètres associés aux calculs des transferts radiatifs	
Définition de la scène (nombre de pixels)	4.10 ⁶
Coefficient de rediffusion sol/végétation (albédo)	0.0
Coefficient de rediffusion végétation /végétation	0.0
Nombre de secteurs utilisé pour la discrétisation de la voûte céleste	46

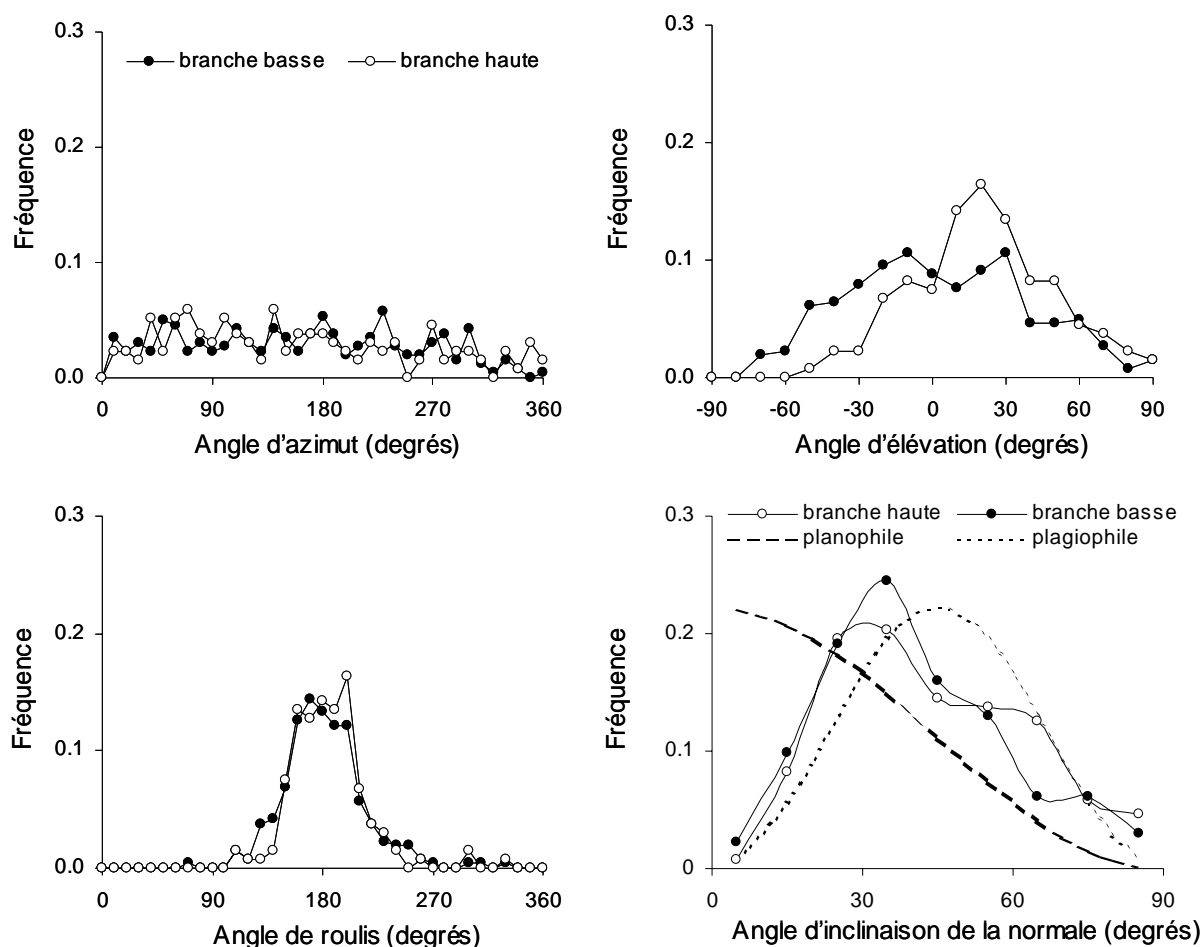
Paramètres utilisées pour les simulations des transferts radiatifs effectuées dans le chapitre 5.

Age des Noyers	7, 8 et 9 ans
Paramètres associés à la scène utile	
Coordonnées géographiques de la scène	43°N ; 0°E
Altitude (m)	50
Orientation de la scène par rapport au Nord (degrés)	0
Option de toricité	Oui
Taille de la scène utile (m ²)	40
Hauteur des strates horizontales (m)	0.5
Paramètres associés aux calculs des transferts radiatifs	
Définition de la scène (nombre de pixels)	
Coefficient de rediffusion sol/végétation (albédo)	0.18
Coefficient de rediffusion végétation /végétation	0.25
Nombre de secteurs utilisé pour la discrétisation de la voûte céleste	46

¹² La hauteur des strates est utilisée par le programme MUSC pour calculer le rayonnement rediffusé.

Annexe 4 : Caractérisation de la géométrie des feuilles de Noyers hybrides à partir de leur digitalisation

Deux branches, en position haute et basse dans la couronne de l'arbre 2 (individu 33-11), ont été sélectionnées pour analyser l'azimut (ψ), l'élévation (θ) et le roulis (ϕ) du plan moyen des feuilles. La branche basse est composée de 263 feuilles et la branche haute de 134 feuilles. L'angle α formé entre la normale d'une feuille et la verticale a été calculé.



Figures A3 : Distributions des angles d'inclinaison de la normale au plan moyen (α), d'élévation (θ) et d'azimut (ψ) du plan moyen des feuilles, et du roulis (ϕ) autour du rachis, pour la branche basse ($n=263$) et la branche haute ($n=134$).

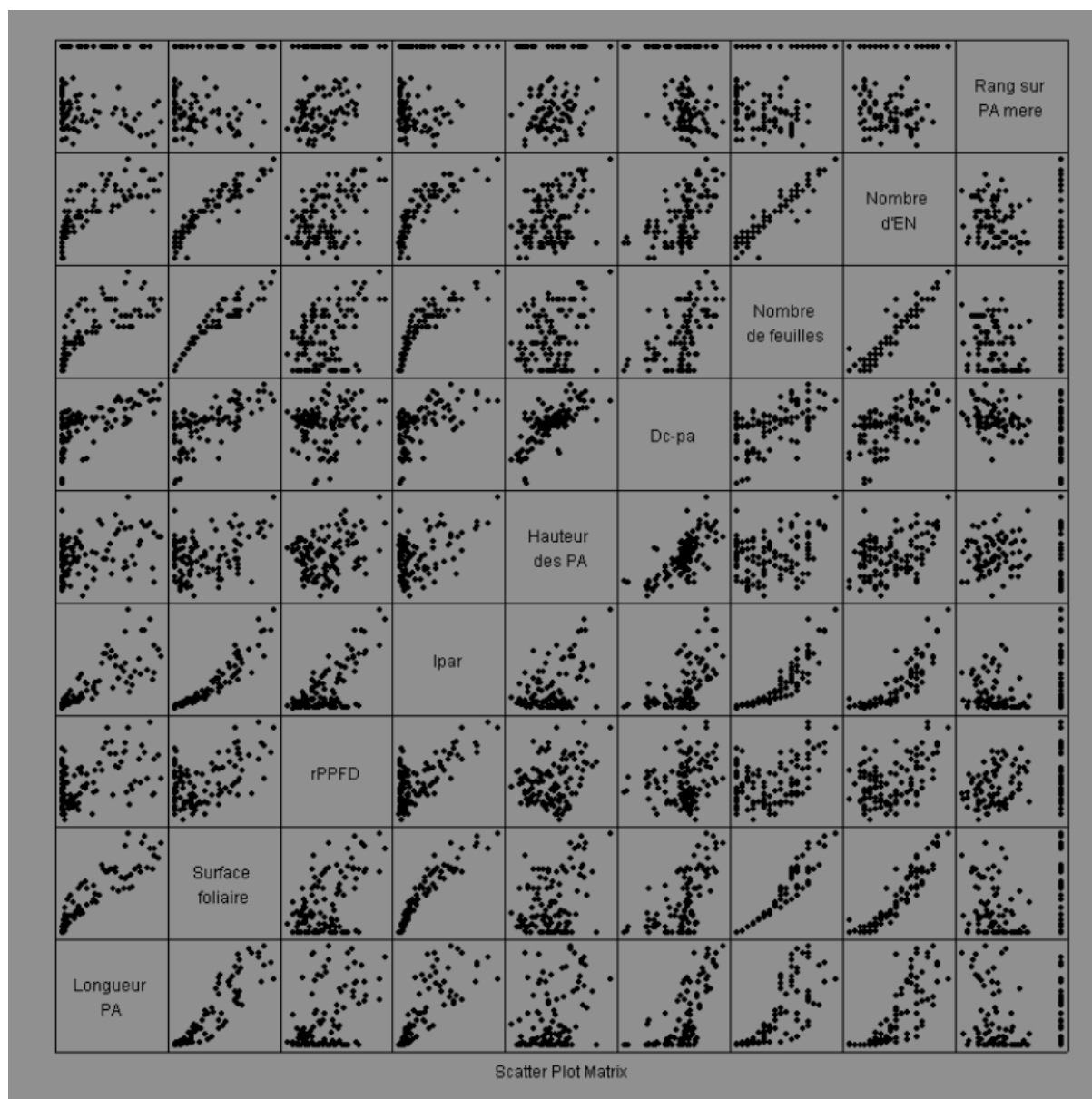
Annexe 5 : Valeurs du rayonnement total intercepté (I_{PAR}) et des éclaircissement foliaire moyen (\overline{irr}) des couronnes C1, C2 et C3 exprimé en moyenne \pm écart-type pour 100 simulations. Le rayonnement total intercepté est exprimé en mols photons.couronne⁻¹.s⁻¹ et les éclaircissements foliaires sont exprimés en μ mols photons.m⁻².s⁻¹. Le scénario N_{alD} de la couronne C1 n'a pas été calculé car le diamètre basal des pousses annuelles n'a pas été mesuré.

Variable	I_{PAR}			\overline{irr}		
	C1	C2	C3	C1	C2	C3
Référence						
$A_{ref}, N_{ref}, P_{ref}, O_{ref}, I_{ref}, S_{ref}$	23.16 \pm 0.17	77.10 \pm 0.33	129.87 \pm 0.41	214.65 \pm 48.52	139.72 \pm 59.31	125.50 \pm 60.75
Surface foliaire						
A_{min}	21.63 \pm 0.15	73.78 \pm 0.30	124.35 \pm 0.38	223.01 \pm 46.43	149.58 \pm 58.07	134.39 \pm 60.26
A_{max}	24.59 \pm 0.18	80.04 \pm 0.36	134.84 \pm 0.44	206.92 \pm 50.43	131.02 \pm 60.25	117.69 \pm 61.04
A_{mm}	23.17 \pm 0.19	77.19 \pm 0.34	129.98 \pm 0.44	214.61 \pm 48.55	139.59 \pm 59.34	125.40 \pm 60.75
A_{thr}	30.14 \pm 0.46	84.08 \pm 0.55	143.92 \pm 0.65	176.91 \pm 51.16	117.67 \pm 60.91	100.92 \pm 61.70
Nombre de feuilles par PA						
N_{all}	23.13 \pm 0.17	75.07 \pm 0.31	132.46 \pm 0.37	198.72 \pm 61.50	137.74 \pm 60.32	119.47 \pm 60.84
N_{alD}	-	70.76 \pm 0.28	131.24 \pm 0.38	-	155.75 \pm 58.47	116.82 \pm 59.82
Position des feuilles						
P_{uni}	23.07 \pm 0.16	75.65 \pm 0.33	128.17 \pm 0.41	214.06 \pm 47.41	138.06 \pm 55.73	124.61 \pm 58.48
P_{Bsh}	26.25 \pm 0.25	85.63 \pm 0.51	142.83 \pm 0.56	243.94 \pm 55.25	156.44 \pm 64.29	138.33 \pm 66.99
P_{Bbr}	27.42 \pm 0.33	93.70 \pm 0.63	166.78 \pm 0.79	257.14 \pm 44.17	182.44 \pm 40.71	172.98 \pm 49.61
P_{Bcr}	34.58 \pm 0.22	126.73 \pm 0.62	244.17 \pm 0.77	325.16 \pm 8.14	247.88 \pm 8.47	257.07 \pm 8.33
Orientation des feuilles						
O_{pla}	20.31 \pm 0.14	71.45 \pm 0.23	120.30 \pm 0.28	188.57 \pm 41.91	130.30 \pm 51.94	116.59 \pm 54.80
O_{uni}	20.60 \pm 0.20	72.05 \pm 0.28	121.39 \pm 0.33	191.31 \pm 40.56	131.50 \pm 51.32	117.74 \pm 54.39
Inclinaison des folioles						
I_{pla}	26.17 \pm 0.21	89.37 \pm 0.41	149.86 \pm 0.50	242.49 \pm 54.14	162.49 \pm 65.22	145.31 \pm 66.90
Forme du limbe						
S_{com}	22.20 \pm 0.16	74.87 \pm 0.33	124.21 \pm 0.42	204.99 \pm 54.30	134.43 \pm 62.12	118.64 \pm 63.20
S_{sim}	18.18 \pm 0.16	57.98 \pm 0.31	96.33 \pm 0.39	166.56 \pm 60.96	101.04 \pm 64.93	89.27 \pm 63.41

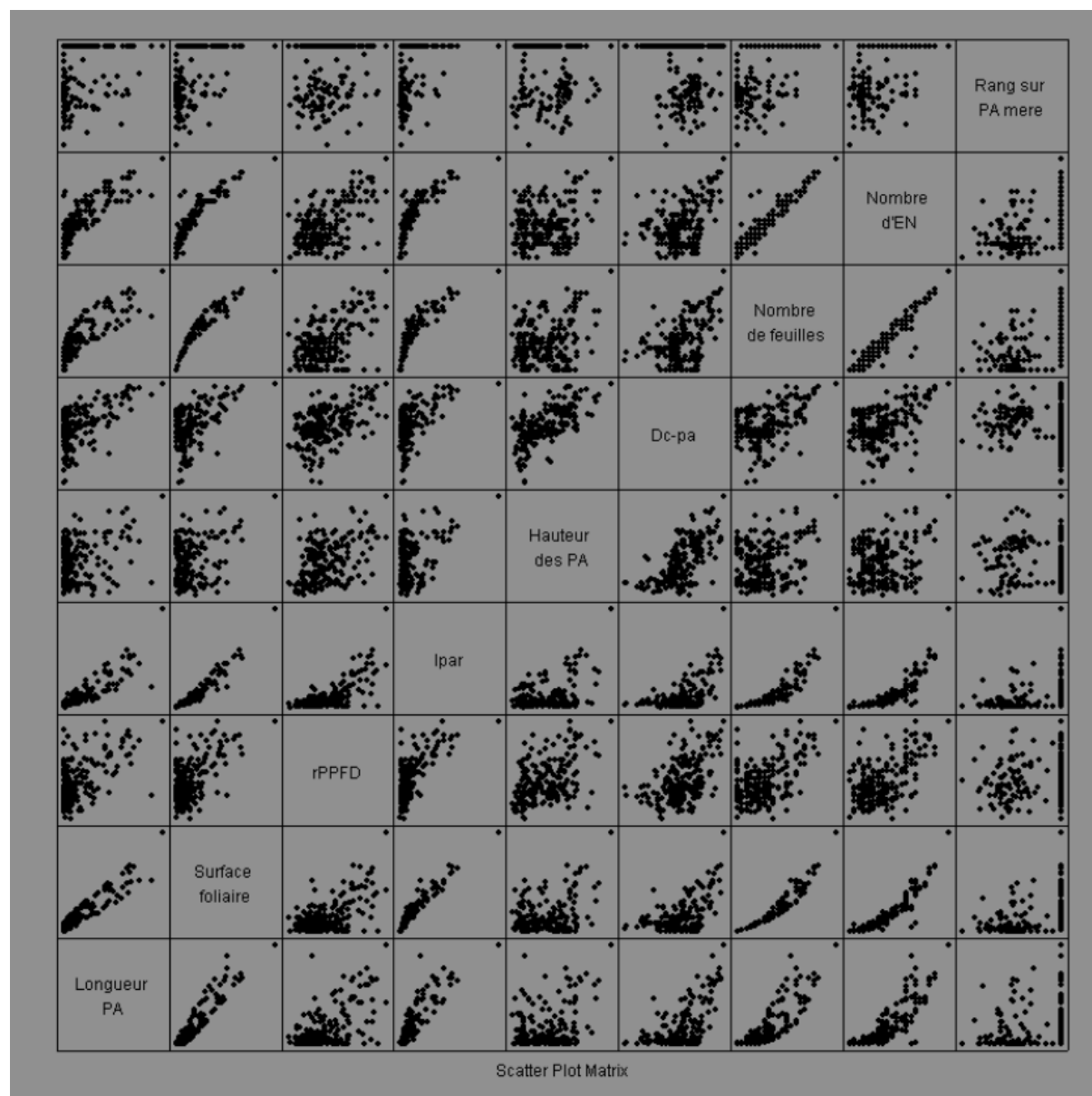
Annexe 6 : Matrice de corrélation des variables mesurées ou calculées sur l'individu 33-11

Ces matrices des corrélations présentent l'ensemble des liens entre les différentes variables (mesurées ou calculées) sur l'individu étudié dans le chapitre 5. Les variables sont calculées à l'échelle de la pousse annuelle (par exemple la surface foliaire, rPPFD et Ipar).

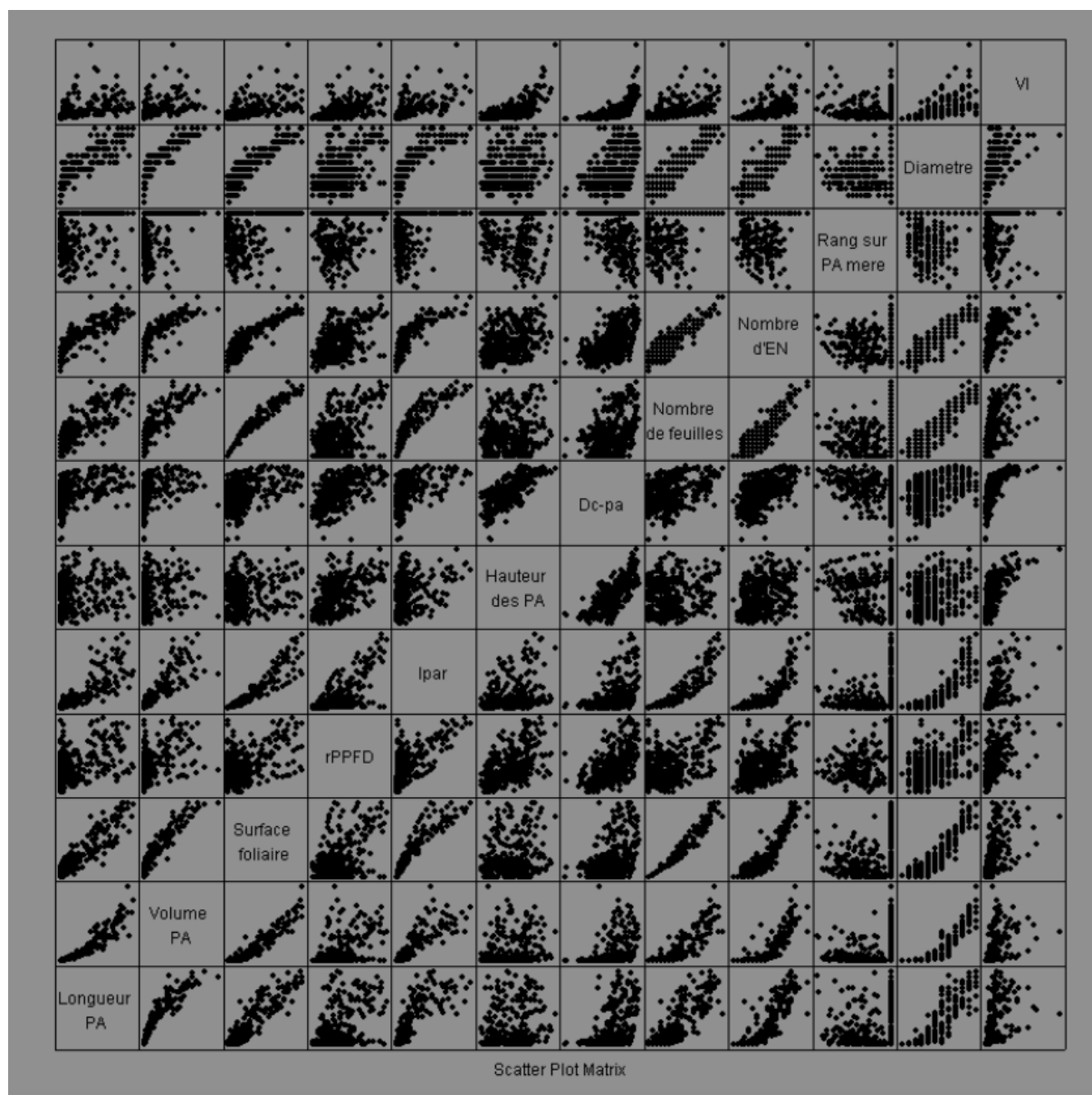
Année 2001 (7 ans)



Année 2002 (8 ans)



Année 2003 (9 ans)



Résumé

La modélisation du développement architectural des arbres en réponse aux facteurs environnementaux est un thème de recherche en plein essor grâce au développement récent de méthodes informatiques adéquates. Cependant, l'utilisation de couronnes 3D est fortement contrainte par la difficulté à collecter les données architecturales et géométriques nécessaires à leur reconstruction. Par ailleurs, la compréhension partielle des processus fonctionnels contrôlant la croissance des pousses au sein des couronnes limite actuellement l'analyse et la modélisation des processus impliqués. La confrontation des connaissances acquises sur la variabilité architecturale et morphologique du Noyer d'une part, et celles acquises sur la physiologie de sa croissance d'autre part offre la possibilité de mieux comprendre le développement de la couronne. A partir de mesures et d'échantillonnage de la topologie et de la géométrie de Noyers hybrides âgés de 7 à 9 ans, nous avons analysé l'impact sur l'interception de la lumière de variables nécessaires à la reconstruction de plantes virtuelles mais dont la mesure nécessite un travail long et difficile qui rend indispensable l'utilisation de méthodes d'extrapolation. Puis, nous avons quantifié la part de variance des variables de croissance qui peut être attribuée à la lumière interceptée vis-à-vis d'autres facteurs tels que la position topologique. Nos résultats quantifient les biais introduit par l'utilisation de relations allométriques et de lois statistiques pour reconstruire des couronnes tridimensionnelles de différentes tailles. Nous avons montré que l'agrégation du feuillage au sein de la couronne, y compris à l'échelle des feuilles (composées de folioles), détermine fortement les propriétés radiatives des couronnes reconstruites. Grâce à une approche corrélative et statistique, un effet de la lumière interceptée par les pousses mères sur la croissance des pousses filles a été mis en évidence. Les fortes corrélations observées entre d'une part la vigueur des pousses (quantifiée par un indice) et la longueur du chemin entre le collet et les pousses et d'autre part leur croissance suggèrent un rôle de l'architecture hydraulique.

Title

Radiative properties of Walnut tree crown (*Juglans nigra* \times *J. regia*) and annual shoot growth - Influence of the geometry of leaves, shoot position and microclimate

Abstract

Modelling tree architectural development according to environmental factors is an emerging field of research thanks to the development of adequate computational methods. However, modelling virtual plants is greatly constrained by the difficulty in collecting the architectural and geometric data of woody architecture and foliage. Moreover, partial understanding of functional processes that drive shoot growth limits the analysis and the modelling of the processes involved. Cross-fertilization of insights into architectural and morphological variability of Walnut tree on the one hand, and into growth physiology on the other hand, enables to better understand crown development. Thanks to 3-dimensional measurements of topology and geometry made on 7 to 9 years-old Walnut trees, we have analysed the impact on light interception of variables required for virtual plant modelling that are tedious to measure and that render extrapolation methods necessary. Secondly, we quantified the part of variance of growth variables which can be explained by radiation intercepted by comparison with other factors such as topological position. Our results point out the limitations of using allometric relationships and statistical laws for the reconstruction of 3D canopies. Leaf clumping inside the crown, including the clumping of leaflets at leaf scale, strongly determines the radiative properties of reconstructed crowns. Thanks to an approach based on correlations and statistics, an effect of light intercepted by mother shoots on the growth of daughter shoots was established. Strong correlations between shoot vigour (quantified by an index) and the length of the pathway between the collar and shoots on the one hand and shoot growth on the other hand suggest an effect of hydraulic architecture.

Discipline

Biologie végétale

Mots-clefs

Juglans nigra 23 \times *J. regia*, Topologie et géométrie, Reconstruction 3D, Croissance des pousses, Analyse de sensibilité, Eclairéments foliaires, Effets inter-annuels, Indice de vigueur

Adresse du laboratoire d'accueil

UMR Botanique et bioinformatique de l'architecture des plantes (AMAP)
TA40/PS2, Bd de la Lironde
34 398 Montpellier cedex 5, France